

MASARYKOVA UNIVERZITA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
CENTRUM PRO VÝZKUM TOXICKÝCH LÁTEK V PROSTŘEDÍ

Diplomová práce

BRNO 2019

TEREZA DRAČKOVÁ

**MASARYKOVA
UNIVERZITA**
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
CENTRUM PRO VÝZKUM TOXICKÝCH LÁTEK V PROSTŘEDÍ

Změna zbarvení ještěrky obecné v reprodukční sezóně

Diplomová práce

Tereza Dračková

Vedoucí práce: Mgr. Natália Martínková, Ph.D.

Brno 2019

Bibliografický záznam

Autor:	Bc. Tereza Dračková Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí
Název práce:	Změna zbarvení ještěrky obecné v reprodukční sezoně
Studijní program:	Experimentální biologie
Studijní obor:	Matematická biologie
Vedoucí práce:	Mgr. Natália Martínková, Ph.D.
Akademický rok:	2018/2019
Počet stran:	xvii + 66
Klíčová slova:	Změna zbarvení; Barevný polymorfismus; Digitální fotografie; Zpracování obrazu; Ještěrka obecná; Maskování; Barevné modely; GAM; CIE LAB; k-průměrů

Bibliographic Entry

Author: Bc. Tereza Dračková
Faculty of Science, Masaryk University
Research Centre for Toxic Compounds in the Environment

Title of Thesis: Color change in sand lizard during reproductive season

Degree Programme: Experimental Biology

Field of Study: Mathematical Biology

Supervisor: Mgr. Natália Martínková, Ph.D.

Academic Year: 2018/2019

Number of Pages: xvii + 66

Keywords: Color change; Color polymorphism; Digital photography; Image processing; Sand lizard; Camouflage; Color models; GAM; CIE LAB; k-means

Abstrakt

Maskovací zbarvení patří mezi hlavní antipredační mechanismy ještěrky obecné (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758). Přesto v jejích populacích nacházíme odchylky jako je krátkodobá barvoměna samců v období rozmnožování a výskyt alternativních barevných forem. Cílem této práce je prozkoumat tuto variabilitu podrobněji.

Barvy volně žijících živočichů je možné studovat bez nutnosti převozu do laboratoře pomocí digitální fotografie. Vliv rozdílné velikosti a vzoru ještěrek je možné odstranit pomocí extrace dominantních barev při nehierarchickém shlukování metodou k -průměrů. K modelování změny zbarvení v průběhu sezóny jsou zde použity GAM modely. Výsledný model změny zbarvení v průběhu sezóny ukazuje sezónní variabilitu dat v laterální oblasti u samců, což podporuje obecně uznávaný trade-off princip, který popisuje vybalancování potřeby komunikace s jedinci vlastního druhu s potřebou antipredačního maskovacího zbarvení. Pro výpočet rozdílů mezi formami je použita neparametrická mnohorozměrná analýza rozptylu založená na permutacích jednotlivých pozorování. Statisticky významný rozdíl mezi dominantními barvami je zde prokázán u forem *typica* a *punctata*, *typica* a *erythronota* – pro záda samců; a mezi formami *typica* a *immaculata bicolor* – pro břicha samic.

Zbarvení ještěrky obecné se v průběhu sezóny mění, ale rozdíly mezi jednotlivými barevnými formami jsou malé a u většiny porovnání neprůkazné. Výsledky tedy naznačují, že barevné vzory jsou pro rozlišení barevných forem důležitější než relativní četnost barev. Tato práce poskytuje základní data pro studium evolučního přetrvávání barevných forem v prostředí. Zbarvení ještěrky obecné se ukazuje jako komplexní systém, který umožňuje v populaci vyrovnávat preference v pohlavním výběru s rizikem predace a umožnit tak jedincům přežití a příspěvek do další generace.

Abstract

Camouflage (background matching) is one of the main antipredatory mechanisms of sand lizard (*Lacerta agilis*). And yet some deviations as the short-term nuptial coloration of males during mating period and existence of alternative color morphs are found in the population. The aim of this work is to investigate this variability in more detail.

The colors of wildlife can be studied without the need to transfer to the lab using digital photography. The effect of the different size and pattern of lizards can be eliminated by extracting dominant colors in non-hierarchical clustering using the k -means method. GAM models are used to model the change in color throughout the season. The resulting model of color change shows seasonal variability of lateral coloration in males, which supports the generally accepted trade-off principle, that describes the balance between signalling to conspecifics and avoiding predatory risk. Non-parametric multivariate variance analysis based on observation permutation is used to calculate differences between morphs. The statistically significant difference between the dominant colors is proved between morphs *typica* and *punctata*, *typica* and *erythronota* – of male dorsal side; and between morphs *typica* and *immaculata bicolor* – for female ventral side.

The coloring of the lizard varies throughout the season, but the differences between the color forms are minor and inconclusive for most comparisons. Thus, the results suggest that color patterns are more important to distinguish color forms than relative color frequencies. This work provides basic data for the study of evolutionary persistence of color forms in the environment. Lizard coloration proves to be a complex system that allows the population to balance preferences in sexual selection with the risk of predation, allowing individuals to survive and contribute to the next generation.



ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Akademický rok: 2017/2018

Ústav: Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí

Studentka: Bc. Tereza Dračková

Program: Experimentální biologie

Obor: Matematická biologie

Ředitel *Centra pro výzkum toxických látek v prostředí* PŘF MU Vám ve smyslu Studijního a zkušebního řádu MU určuje diplomovou práci s názvem:

Název práce: Změna zbarvení ještěrky obecné v reprodukční sezoně

Název práce anglicky: Color change in sand lizard during reproductive season

Oficiální zadání:

U ještěrky obecné (*Lacerta agilis*) je zbarvení těla odlišné u barevných forem a zároveň je jedním ze znaků výberu reprodukčního partnera. V reprodukčním období jsou ještěrky zbarvené výrazněji, ale výraznější barva zároveň zvyšuje riziko predace. Student si nastuduje metody zpracování obrazu s důrazem na porovnávání barev z fotografií. V jarním a letním období se bude podílet na sběru dat v terénu. Z dostupných a nově získaných fotografií kvantifikuje rozdíly ve zbarvení ještěrek, porovná změnu zbarvení v průběhu sezony u standardní barevné formy a vypočítá rozdíly oproti minoritním barevným formám. Zhodnotí výsledky v biologickém kontextu.

Literatura:

HERÁŇ, Ivan. *Animal coloration : the nature and purpose of colours in vertebrates*. London: Hamlyn, 1976. 158 stran. ISBN 0600303039.

POKORNA, Martina, Lukas KRATOCHVIL a Eduard KEJNOVSKÝ. *Microsatellite distribution on sex chromosomes at different stages of heteromorphism and heterochromatinization in two lizard species (Squamata: Eublepharidae: Coleonyx elegans and Lacertidae: Eremias velox)*. *BMC Genetics*, 2011, in press.

PEREA GARCÍA, Juan Olvido, Tomáš GRENZNER, Gabriela HEŠKOVÁ a Panagiotis MITKIDIS. *Not everything is blue or brown: quantification of ocular coloration in psychological research beyond dichotomous categorizations*. *Communicative & Integrative Biology*, Landes Bioscience, 2016. ISSN 1942-0889.

Jazyk závěrečné práce: čeština

Vedoucí práce: Mgr. Natálie Martínková, Ph.D.
Konzultant: Ing. Radovan Smolinský, Ph.D. et Ph.D.
Datum zadání práce: 3. 11. 2017
V Brně dne: 16. 1. 2018

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat Mgr. Natálii Martínkové, Ph.D. za odborné vedení, neocenitelnou pomoc při konzultacích a převelikou trpělivost.

Taktéž bych chtěla poděkovat Ing. Radovanovi Smolinskému, Ph.D. et Ph.D. za vstřícnost, ochotu a pomoc při získání potřebných informací a hlavně za asistenci při odchyту ještěrek, protože bez ní by byl datový soubor mnohem, mnohem menší.

Další poděkování směřuje i k ostatním nepostradatelným chytačům ještěrek, mezi které patří Markéta Harazim a Matěj a Zuzana Dolinay.

Samotné odchyty by nebyly možné bez svolení majitele pozemku, pana Adama Konečného.

Za trpělivé rady ve chvílích zoufalství děkuji Jiřímu Kalinovi, který mi pomohl vyhrát zápas s MetaCentrem.

Děkuji také RNDr. Ivaně Ichnatové, Ph.D., RNDr. Tomáši Pavlíkovi, Ph.D. a doc. Ing. Danielovi Schwarzovi, Ph.D. za cenné rady a podněty.

V neposlední řadě pak děkuji mamce, Renče a Dájovi za více či méně láskyplnou psychickou, technickou, fyzickou a alimentární podporu, bez které bychom dneska všichni byli zavřeni někde úplně jinde.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci vypracovala samostatně s využitím informačních zdrojů, které jsou v práci citovány.

Brno 10. května 2019

.....
Tereza Dračková

Obsah

Přehled použitých zkratk	xvii
Úvod	1
Kapitola 1. Teoretické aspekty problematiky	3
1.1 Vnímání barev	3
1.1.1 Barvocit	6
1.1.2 Jak se barvy měří?	8
1.2 Zbarvení živočichů	12
1.3 Ještěrka obecná	13
Kapitola 2. Metodika	17
2.1 Výběr barevného modelu	18
2.2 Shlukování pomocí k -průměrů	20
2.2.1 Výběr k	21
2.3 Modelování změny zbarvení v průběhu sezony	22
2.4 Výpočet rozdílů mezi formami	24
Kapitola 3. Výsledky	29
3.1 Popis dat	29
3.2 Výběr k	31
3.3 Modelování změny zbarvení v průběhu sezony	33
3.4 Výpočet rozdílů mezi formami	35
Kapitola 4. Diskuse	39
Závěr	43
Seznam použité literatury	45

Přehled použitých zkratk

Pro snazší orientaci v textu zde čtenáři předkládáme přehled základních zkratk, které se v celé práci vyskytují.

CMYK	subtraktivní barevný model (Cyan, Magenta, Yellow, Key)
CIE LAB	barevný prostor
GAM	zobecněný aditivní model (General Additive Model)
HCV	Munsellův barevný systém (Hue, Chroma, Value)
HSL	cylindrický barevný model (Hue, Saturation, Lightness)
HSV	cylindrický barevný model (Hue, Saturation, Value)
LWS	čípky citlivé na dlouhé vlnové délky (Long Wavelength Sensitive)
MWS	čípky citlivé na středně dlouhé vlnové délky (Medium Wavelength Sensitive)
RGB	barevný model (Red, Green, Blue)
SWS	čípky citlivé na krátké vlnové délky (Short Wavelength Sensitive)
UV	ultrafialové světlo
UVS	čípky citlivé na UV světlo (UV Sensitive)

Úvod

*Je-li ještěrka v klidu, není vidět.
Setrvává-li v pohybu, nejde chytit.*
Markéta Harazim

Přežít a rozmnožit se. To jsou nejdůležitější životní cíle většiny organismů. Mechanismy jejich dosažení se ovšem mohou lišit a občas si i navzájem odporují. K přežití je potřeba vyhnout se co nejlépe predaci (Amo et al., 2007; Downes, 2001) a dočká-li se jedinec dospělosti, snaží se o reprodukci. K vyprodukování potomstva je ovšem nutné nalézt a zaujmout vhodného partnera.

Častým, velmi komplexním a přirozeným výběrem zvýhodňovaným antipredačním mechanismem je kamufláž. Jedinec díky vhodnému maskovacímu zbarvení splývá s okolím, pravděpodobnost detekce predátorem se snižuje a šance na přežití je vyšší (Stevens a Merilaita, 2011; Martín a López, 2001). V kontextu rozmnožování jsou ovšem pohlavním výběrem často upřednostňovány nápadné vzory a výrazné zbarvení (LeBas a Marshall, 2000; Garcia et al., 2013) sloužící k přilákání partnera a odstrašení případných konkurentů (Olsson, 1994a,b). Protichůdné nároky pohlavního a přirozeného výběru se organismy snaží vybalancovat pomocí tzv. trade-off principu; tj. má-li každá varianta pozitivní i negativní důsledky, je nutné slevit z požadavků jednotlivých strategií a nalézt kompromis.

U ještěrky obecné (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) nacházíme hned několik mechanismů zabezpečujících rovnováhu mezi zmíněnými selekčními tlaky. Maskovací zbarvení jí po většinu roku umožňuje splývat s okolím a vyhýbat se tak přílišnému riziku predace. Výrazné, jasně zelené zbarvení samců, které zvyšuje atraktivitu pro samice a odrazuje konkurenty, je pak omezeno jak časově, tak prostorově. Vyskytuje se totiž jen během období rozmnožování a je limitováno na laterální část těla, čímž zůstává zachována signalizace pro jedince vlastního druhu, zatímco dorsální strana, která je vystavena predátorům, zůstává nezměněna a může tak dále plnit svou maskovací funkci (Olsson, 1993c).

Kromě standardní formy nacházíme mezi ještěrkami i formy minoritní, lišící se svým zbarvením. Tyto alternativní varianty by měly být z populace selekčním tlakem odstraněny. A přesto zůstávají. Samotný výskyt barevného polymorfismu v populaci může poskytovat jedincům lepší ochranu před predátory, pro které se rozpoznávání kořisti stává obtížnějším (Karpeštam et al., 2016). Tyto minoritní formy mohou být dále lépe přizpůsobeny kamufláží v lokálních podmínkách a čelit tak nižšímu riziku predace nebo mohou být atraktivnější pro opačné pohlaví a tím pádem upřednostňovány pohlavním výběrem (Marshall et al., 2015b; McLean et al., 2014; Pérez i de Lanuza et al., 2012).

Tato práce si klade za cíl blíže prozkoumat variabilitu zbarvení u ještěrky obecné (*Lacerta agilis*) a to jak krátkodobou barvoměnu v období rozmnožování, tak výskyt stabilních barevných aberací. Dílčí cíle zahrnují:

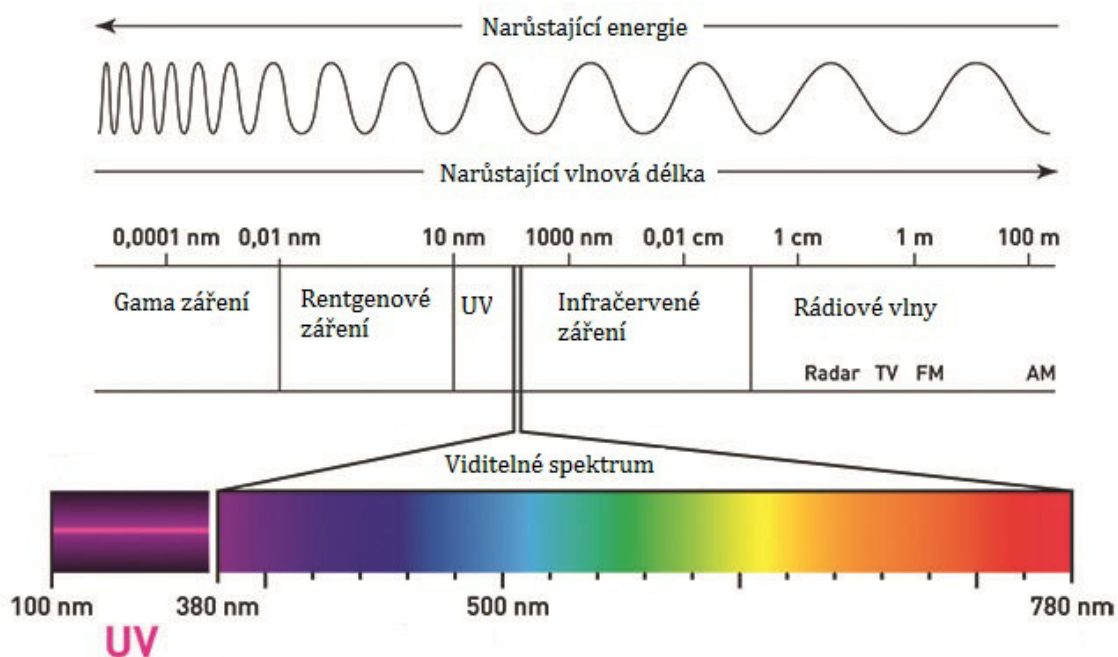
1. Nastudování metod zpracování obrazu s důrazem na porovnávání barev z fotografií
2. Sběr dat v terénu v jarním a letním období
3. Kvantifikaci rozdílů ještěrek
4. Porovnání změny zbarvení v průběhu sezóny u standardní formy
5. Vypočítání rozdílů mezi barevnými formami
6. Zhodnocení výsledků v biologickém kontextu

Kapitola 1

Teoretické aspekty problematiky

1.1 Vnímání barev

Barva není fyzikální vlastností objektu, jde o subjektivní kombinaci odrazu světla od pozorovaného objektu a schopnosti pozorovatele vnímat a interpretovat viditelnou část elektromagnetického spektra (Obrázek 1.1). Viditelným světlem nazýváme elektromagnetické záření o vlnových délkách 390–760 nm (odpovídající frekvence jsou zhruba od $3,9 \times 10^{14}$ Hz– $7,9 \times 10^{14}$ Hz). Kratší vlnové délky definujeme jako UV část spektra, a naopak delší jako infračervené světlo.



Obrázek 1.1: Elektromagnetické spektrum s přibližnou viditelnou částí. (Převzato a upraveno podle Parker (2014)).

Samotné vnímání barvy není přímočaré a zahrnuje mnoho kroků, přičemž metody sběru i zpracování dat jsou pro většinu z nich odlišné. Získat veškerá data ze zkoumaného

systému a vyhodnotit je je v podstatě nemožné (Stuart-Fox et al., 2003). Je tedy potřeba se rozhodnout, který okamžik tohoto procesu tvorby zrakového vjemu bude podstatný pro dosažení zájmového cíle.

Sledujme tok viditelného světla od původce až k příjemci. Mezi zdroje světla patří například záření žárovky, luminiscence nebo nejtýpější Slunce. Sluneční světlo je filtrováno atmosférou, odráží se od oblaků a dopadá na povrch Země (Hill a McGraw, 2006). Při kontaktu s povrchem objektu je část světelného paprsku pohlcena. Přestože je možné získat barvy i pomocí interference a rozptylu světla, lidské vidění je založeno na absorpci fotonů (částic zprostředkujících elektromagnetickou interakci) (Rich, 2017). Barva povrchu záleží na tom, které vlnové délky vstřebá a které odrazí. Odražené světlo vytváří vjem, který interpretujeme jako barvu. Rozdíly ve spektrální kompozici odraženého světla umožňují pozorovateli od sebe odlišit dva objekty stejného tvaru, velikosti a struktury (Wyszecki a Stiles, 2000). Odražené světlo opět putuje skrz prostředí, než dorazí k příjemci, kterým je v našem případě oko. Žádné vlastnosti pozorujícího oka (kromě jeho pozice a orientace v prostoru) nezasahují do specifikací vnějšího stimulu. Světlo je dále modifikováno při vstupu rohovkou, průchodem skrz optické médium a prostupem sítnicí. Tyto počáteční kroky procesu vidění, zahrnující charakter okolního prostředí, vlastnosti struktury oka a tkání, jsou čistě fyzikálního charakteru a sledují zákony optiky (Wyszecki a Stiles, 2000).

Kritickým bodem je okamžik, kdy je tok světla, pocházející z externího stimulu, absorbován světločivným pigmentem a zahajuje tak následující procesy, jejichž výsledkem je samotný vjem vidění. Od tohoto bodu vizuální proces už nadále není fyzikálně-optický a externí stimulus se mění na interní, jehož interpretace závisí na individuálním příjemci (Wyszecki a Stiles, 2000). Aby bylo světlo jako stimul efektivní, musí projít vnějšími segmenty a být absorbováno fotopigmenty uvnitř oka. Až 50 % procházejícího světla přes oční médium nepřispívá k vidění, protože je pohlceno, odraženo nebo rozptýleno dříve, než se dostane k sítnici (Jacobs, 1981).

Většina další fotorecepce je založena na víceméně podobném principu, kdy se malá molekula zvaná chromofor váže na protein. Chromofor je derivátem vitamínu A a u obratlovců i bezobratlých jde nejčastěji o aldehyd nazývaný retinal (A1), který se může nacházet ve stavu 11-cis nebo trans (Ball et al., 1948). Při absorpci fotonu mezi těmito stavy přepíná. Retinal je ale nejcitlivější na fotony s vlnovou délkou 340 nm, což je na UV straně světelného spektra. Z toho důvodu se jeho cis konformace vyskytuje v komplexu spolu s velkým membránovým proteinem opsinem. Pohlcením fotonu změní chromofor svůj stav, a tak donutí i opsin pozměnit svůj tvar, čímž se aktivuje G-protein uvnitř buňky a vyšle tak signál o absorpci světla. U obratlovců ztrácí opsin v této fázi svůj chromofor a musí počkat na vazbu nového molekuly (Aurata a Černá, 2006). Druhým úkolem opsinu je modifikace absorpčního spektra chromoforu ve prospěch viditelného světla. Pravděpodobnost absorpce fotonu se pro jednotlivé fotoreceptory liší a je dána absorpčním spektrem fotonu (Rich, 2017).

Schopnost rozlišit světlo o různých vlnových délkách (tzv. barvocit) je podmíněna přítomností alespoň dvou zrakových pigmentů s odlišnou spektrální citlivostí. Buňky, které tyto pigmenty obsahují a umožňují tak barevné vidění se nazývají čípky. Schopnost živočicha rozlišovat i na malé škále mezi podobnými barvami je limitována spektrální citlivostí a relativní hustotou fotoreceptorů různých tříd v sítnici (Martin et al., 2015). Čípky rozdělujeme do čtyř spektrálních tříd – UVS, SWS, MWS a LWS; čípky citlivé

na UV světlo (UVS, UV-Sensitive), čípky citlivé na krátké vlnové délky (SWS, Short Wavelength Sensitive), čípky citlivé na středně dlouhé vlnové délky (MWS, Medium Wavelength Sensitive), čípky citlivé na dlouhé vlnové délky (LWS, Long Wavelength Sensitive)(Martin et al., 2015).

Většina obratlovců má tzv. dvojitou sítnici, která obsahuje dva typy fotoreceptorů – tyčinky využívané pro vidění při nízkém osvětlení a čípky pro jasné osvětlení (Olsson et al., 2013). Tyčinky jsou dalším typem buněk citlivých na světlo. Tyto protáhlé až vláknité buňky se vyvinuly z čípků a díky své schopnosti detekovat i jeden foton, umožnily savcům ostré vnímání černobílých kontrastů, umožňující vidění při tlumením světla a během noci (Autrata a Černá, 2006; Morshedian a Fain, 2017). Tyčinky neumožňují barevné vidění, jelikož rhodopsin, který obsahují, má pouze jeden absorpční vrchol při 598 nm (Kim et al., 2016; Wallin, 2002). Oproti čípkům jsou tyčinky u obratlovců více konzervované a to jak ve struktuře, tak v obsahu zrakových pigmentů (Bowmaker, 1998).

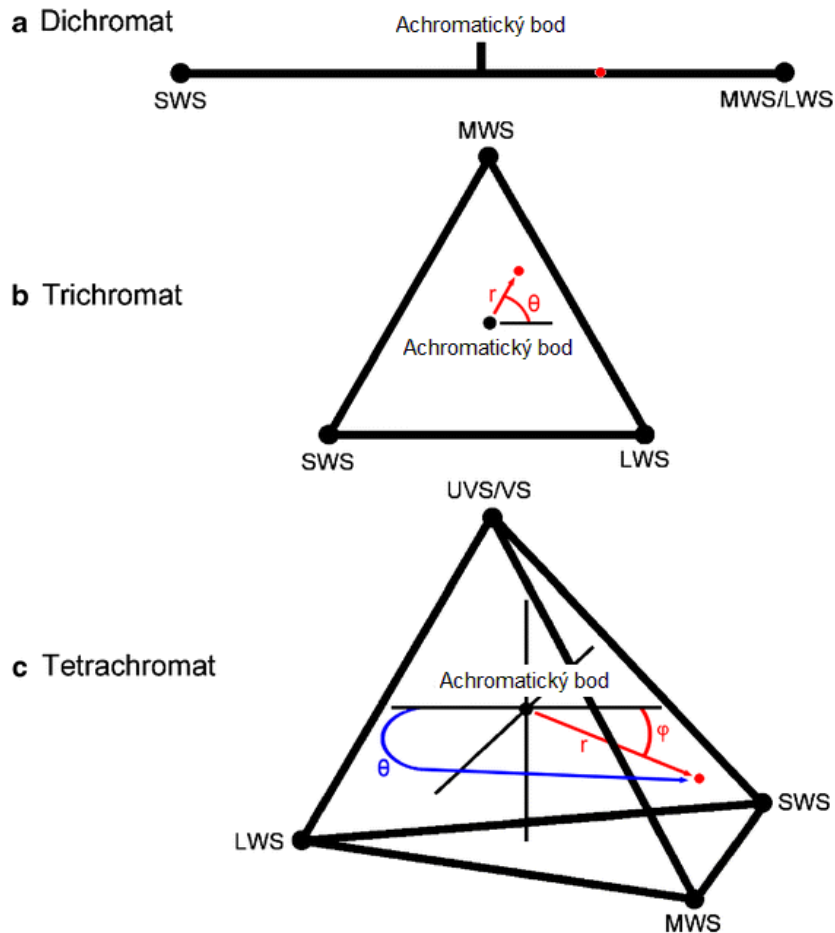
Expresí pěti hlavních rodin zrakových pigmentů (čtyři druhy čípků plus tyčinky) se objevila docela brzy v evoluci obratlovců, asi před 350–400 miliony let, ještě před oddělením hlavních tříd (Bowmaker, 1998). U vývojově starších obratlovců bychom nejspíše našli tyčinky (citlivé na přítomnost světla (Autrata a Černá, 2006; Morshedian a Fain, 2017) spolu se čtyřmi druhy čípkových buněk s citlivostí na 370 nm (UV/fialová), 445 nm (modrá), 508 nm (zelená) a 560 nm (oranžová).

Toto tetrachromické vidění přetrvalo až do dnešních dob u většiny ryb, plazů a ptáků (Kardong, 2015). U savců došlo v průběhu evoluce ke ztrátě dvou typů čípků. Většina savců má tedy dichromatické vidění s citlivostí na krátkou (SWS) a dlouhou vlnovou délku (LWS) (Withgott, 2000).

Vnímání barev můžeme znázornit pomocí tzv. diagramu chromatičnosti. Jde o 2D znázornění rozsahu chromatické složky (barevnosti) bez achromatického prvku jasů (Obrázek 1.2).

U dichromatů má diagram podobu jednorozměrné úsečky, kde se výsledná barva nachází v oblasti vymezené přítomnými čípkami (SWS–LWS). Pro trichromaty, mezi které patří i člověk, nabývá tento barevný prostor podoby dvourozměrného trojúhelníku s jednotlivými typy čípků na vrcholech (SWS, MWS, LWS). Přidáním další dimenze pro čípky citlivé v UV oblasti spektra získáme čtyřstěn, ve kterém dokážeme zachytit další možnosti barevného prostoru (Hill a McGraw, 2006).

Lidské oko (čočka a rohovka) filtruje UV záření, nejspíše kvůli možnému poškození (Withgott, 2000; Autrata a Černá, 2006), ovšem mnoho ryb, obojživelníků, plazů, ptáků, a dokonce některých savců využívá UV vidění pro základní aktivity jako je hledání potravy, výběr partnera a komunikace (Bennett a Cuthill, 1994; Honkavaara et al., 2002; Marshall a Vorobyev, 2003; Cronin a Bok, 2016; Shi a Yokoyama, 2003). Kromě čípků citlivých na UV světlo najdeme v sítnici ptáků a některých ryb i plazů kulovité tukové kapénky. V nich jsou často rozpuštěny karotenoidní pigmenty, které je zbarvují do odstínů červené, oranžové nebo žluté. Kapénky slouží jako filtry, které selektivně preferují nebo modifikují vlnové délky světla dopadajícího na čípky. Filtrace tohoto typu nemá zatím jasný účel. Jednou z možností je filtrování potenciálně škodlivého UV záření (Jacobs, 1981; Butler a Hodos, 2005; Shi a Yokoyama, 2003).



Obrázek 1.2: Diagramy chromatičnosti reprezentující vnímání barev. Achromatický bod zachycuje rovnoměrnou stimulaci všech přítomných typů čípků. Červeným bodem je vyznačena poloha konkrétní barvy. (a) Barevný prostor dichromatů může být znázorněn pomocí jednorozměrné úsečky na níž je pozice konkrétní barvy určena relativní stimulací SWS a MWS/LWS čípků. (b) Barevný prostor trichromatů může být znázorněn pomocí dvourozměrného trojúhelníku, v němž je barva reprezentována poměrem stimulací SWS, MWS a LWS čípků. Barva může být popsána pomocí polárních souřadnic θ a r . Odstín je popsán úhlem θ , který svírá průvodič s kladnou poloosou x a saturace je dána délkou r , což je vzdálenost od achromatického bodu. (c) Tetrachromatový barevný prostor je představován čtyřstěnem, v němž barva je bodem určeným relativní stimulací UVS, SWS, MWS a LWS čípků. Zde je odstín měřen dvěma úhly θ a ϕ . (Převzato a upraveno podle Stevens et al. (2009a)).

1.1.1 Barvocit

Výrazné zbarvení (včetně odrazivosti v UV spektru) nacházíme u mnoha druhů, což ovšem ještě nedokazuje schopnost jedinců tyto signály zpracovat. Rozmanitost ve zbarvení má biologický smysl jen tehdy, je-li vnímána „správnými“ příjemci (jedinci téhož druhu, predátoři, kořist) (Olsson et al., 2013). Přestože princip vnímání světla je napříč živočišným světem podobný (Land a Nilsson, 2012), je důležité si uvědomit, že informace o samotné konkrétní barvě vzniká až ve vyšších nervových centrech. Vnímání barvy záleží na nervových interakcích a subjektivních zkušenostech jedince (Hill a McGraw, 2006).

U plazů se přítomnost zrakových pigmentů citlivých na UV světlo ukázala jako častá a relativně konzervovaná (Bajer et al., 2010; Olsson et al., 2013). U želv bylo barevné vidění prokázáno jako široce rozšířené (Arnold a Neumeyer, 1987) a u hadů se našly tři typy zrakových pigmentů (Simoes et al., 2016). O barevném vidění krokodýlů toho víme málo (Olsson et al., 2013). U ještěřů se barevné vidění obecně předpokládalo kvůli rozsáhlé variabilitě ve zbarvení (Gans a Crews, 1992) a bylo potvrzeno na základě behaviorálních experimentů (Pianka a Vitt, 2003).

U ještěrek byla v průběhu evoluce ztracena dvojitá sítnice a obsahuje většinou jen čípkky. Denní ještěrky mají pět typů čípků, z nichž čtyři jsou jednoduché s kapénkami ve vnitřní části, umožňující barevné vidění včetně UV (v rozsahu asi 300–700 nm). Pátou třídu tvoří dvojitě čípkky, ve kterých primární membrána obsahuje kapénky a přídatná membrána obsahuje rozptýlený LWS pigment (Fleishman et al., 2011). Bývají v sítnici nejhojnější a nejspíše jsou využívány pro černobílé vidění (Olsson et al., 2013). Ještěrka obecná umí rozlišit minimálně osm různých barev, nicméně názory na to, ve které oblasti je nejcitlivější, se rozcházejí (Gans a Crews, 1992).

Zářivě zelený svatební šat samců ještěrky obecné odráží světlo i v UV oblasti (ukázali Pérez i de Lanuza a Font (2007) pro švédskou populaci). Tento odraz může sloužit k zesílení vizuálních signálů při zastrahování konkurentů a/nebo samičím výběru. Čerstvě svlečení jedinci jsou nejjasnější a vykazují i nejsilnější odrazivost v UV spektru. Eliminace UV signálů vede ke snížení získaných páření (ukázali Olsson et al. (2011b) pro švédskou populaci), což podporuje hypotézu o schopnosti ještěrky obecné rozlišit barvy i v UV části spektra.

Ptáci, jakožto jedni z predátorů ještěrek, vnímají světlo v rozmezí 340–700 nm (Cuthill et al., 2000) a navíc mají hustější výskyt čípků v sítnici, což jim umožňuje detailnější vidění (Hill, 2002). Ke čtyřem základním typům čípků mají ptáci navíc také dvojitě čípkky, jejichž význam ještě nebyl plně prozkoumán (Withgott, 2000). Někteří draví ptáci stopují hlodavce pomocí UV odrazu jejich moči, mnoho ovoce a semen propaguje svou zralost pomocí odrazu v UV části spektra (Withgott, 2000).

Uvedené příklady dokazují, že možnosti vnímání barev a jejich zpracování se pro každý druh liší. Přestože se některé typy očí mohou jevit jako méně vyspělé, ve skutečnosti odpovídají konkrétní úloze pro daný druh. A protože je vizuální orientace úzce spojena s behaviorálním repertoárem a nároky okolí, je zřejmé, že se úkoly mezi druhy budou lišit (Land a Nilsson, 2012).

Jak již bylo zmíněno, vnímání barev je komplexní proces skládající se ze čtyř hlavních komponent – světlo v prostředí, odraz od plochy, propustnost prostředí a citlivost receptoru. V reálném prostředí je skoro nemožné shromáždit všechna data, zvláště o citlivosti příjemce

(Stuart-Fox et al., 2003). A protože jedním z nejlépe prostudovaných organismů je člověk, využívá se často lidského modelu pro posuzování ostatních živočichů.

Lidské vidění je založeno na stimulaci tří typů čípků – 425 nm, 530 nm a 560 nm. Společně poskytují člověku rozsah od fialové (400 nm) až po červenou (700 nm) (Kardong, 2015; Hill, 2002). Jsou-li aktivovány všechny tři typy čípků, je generován vjem bílé barvy (Wallin, 2002). Lidské rozpoznávání barvy může být rozděleno do kvazi-ortogonálních dimenzí jasů (jak světlý/tmavý objekt je, achromatická dimenze), odstínu (např. červená, zelená, žlutá, modrá. . .) a saturace (množství bílé přidané k odstínu, např. růžová je méně satureovaná než červená). U člověka mají tyto psychologické konstrukce neurobiologické opodstatnění, ale zatím není jisté, jestli mají ostatní živočichové s barevným viděním vnímání ekvivalentní (Hill a McGraw, 2006). Objektivní určení barev je ztěžováno faktem, že vnímání barev člověkem může být ovlivněno jinými barvami v okolí, emočním stavem jedince, adaptací na barvy, pamětí a očekáváním (Bergman a Beehner, 2008; Gans a Crews, 1992).

Endler (1990) se o lidském vidění vyjádřil jako o „zcela nevhodném pro studium zvířecích barevných vzorů“ a podobně Bennett et al. (1994) hodnotil lidské modely jako „zkreslující úsudek o většině evolučních hypotéz zahrnujících barvy“. Nicméně v dnešní době není potřeba tak drasticky lidské smysly zamítat. Z mnoha starších literárních zdrojů je patrné, že se s i pomocí lidského modelu povedlo zachytit mnoho biologicky relevantních mechanismů zbarvení živočichů (Hill a McGraw, 2006). Zahrnutím zřejmých limitů (UV slepost, větší citlivost ve žluté části spektra) a dostupných znalostí o zrakových systémech zkoumaných druhů do našich úvah, získáváme možnost odvození odpovídajících aspektů v barevném prostoru ostatních druhů (Hill a McGraw, 2006).

Původní metody, které využívají arbitrární kategorizace nebo vizuální srovnávání se standarty jsou nutně subjektivní, protože výsledky měření se mohou lišit pod různým osvětlením, mezi pozorovateli, v čase i mezi studii (Bergman a Beehner, 2008). Navíc tyto metody nejsou vhodné pro statistickou analýzu. Takže, abychom mohli adekvátně testovat hypotézy o barevných variacích, museli bychom měřit barvy metodou, která nespolehá na vnímání pozorovatele.

1.1.2 Jak se barvy měří?

Neobjektivnější a nejspolehlivější metodou „měření barev“ by byla spektrofotometrie, která zachycuje rozložení odražených vlnových délek a to i mimo lidské viditelné spektrum. Potřebné vybavení je ovšem nákladné a většinou nepoužitelné v terénu. Čočka spektrofotometru musí být pro přesné měření umístěna jen centimetry od zploštělého vzorku přesně dané velikosti, a to za konstantního osvětlení (Nguyen et al., 2007). Relativně novým trendem v hodnocení barev se stalo využití digitální fotografie. Tento přístup nejenže poskytuje levnější a komplexnější vzorkování barev živočichů a jejich prostředí, ale také může vzít v úvahu malé výkyvy v intenzitě osvětlení v důsledku stínů, jejichž vliv bývá při použití přenosných spektrofotometrů zpravidla zanedbán (Stevens a Merilaita, 2011; Bergman a Beehner, 2008).

Pro měření, porovnávání a vyhodnocování je užitečné barvy definovat pomocí barevného modelu. Tím je myšlen abstraktní matematický model popisující barvu jako n -tici hodnot, odvozený z principů míchání barev nebo kombinací jiných proměnných a zachy-

cující logické nebo sensorické vztahy mezi barvami. Matematicky je možné vyjádřit různé množství barev, často i mimo rozlišovací schopnost člověka. Samotný barevný model je ovšem relativní, víceméně arbitrární, bez návaznosti na všeobecné vnímání barev. Přidáním mapovací funkce, která přesně popisuje interpretaci jednotlivých komponent (podmínky pozorování, bílý bod, jedinečné barevné identifikátory etc.) získáme jednoznačný „otisk“ barevného modelu do referenčního prostoru, tzv. gamut. Referenčním standardem je obvykle CIELAB nebo CIEXYZ prostor, které byly navrženy k obsáhnutí všech barev vnímaných člověkem (MacEvoy, 2016). Skutečným tvarem gamutu bývá složité 3D těleso, pro snadnější zobrazení se využívá znázornění v chromatickém diagramu s konstantní hodnotou jasů (Pihan, 2011).

Množina konkrétních barev definovaná daným modelem se nazývá barevný prostor; jde tedy o kombinaci barevného modelu a mapovací funkce.

Každá z milionů barev, které člověk s normálním viděním rozeznává, může být popsána třemi proměnnými, které mohou být matematicky zkombinovány do barevného modelu a znázorněny v třídimenzionálním euklidovském barevném prostoru (Hill a McGraw, 2006). Ten na rozdíl od chromatických diagramů (1.2) zahrnuje i informaci o jasů. Tato sekce popisuje vybrané barevné modely, které zachycují lidské vidění.

1.1.2.1 Aditivní a subtraktivní modely

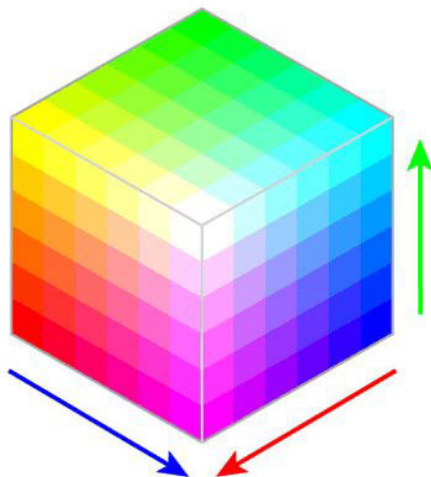
K charakterizaci objektu, tak jak se jeví člověku, je potřeba popsat stimulaci čípků asociovaných s pozorovaným objektem. Jelikož je rozlišení barev založeno na neurálním porovnání všech tří typů fotoreceptorů (čípků), mohou být všechny lidmi vnímané barvy simulovány vhodným aditivním smícháním tří primárních barev. Výběr těchto základních barev, přestože je široký, není úplně libovolný. Jakákoli sada barev, z nichž žádná barva nemůže vzniknout smícháním ostatních dvou, je vhodná. Množství referenčních světél (hodnota jejich intenzity) potřebných k vytvoření nějaké barvy se nazývá tristimulus (Wyszecki a Stiles, 2000; Hill, 2002).

Výše zmíněná myšlenka pochází z 19. století, kdy byl vyvinut RGB (red, green, blue) model (Obrázek 1.3). Jelikož koresponduje s lidskou trichromacií je snadno pochopitelný a brzy se stal základem pro barevné televize, monitory a fotoaparáty. RGB je aditivní způsob míchání barev, začíná na černé (bez barvy) a přidáváním tří primárních barev se tvoří požadovaná barva. Jde o míchání vyzařovaného světla, není tedy potřeba žádné vnější světlo (Boughen, 2003).

Aditivní barevný prostor definován třemi primárními barvami má gamut ve tvaru trojúhelníku, přičemž jednotlivé primární barvy jsou umístěny v rozích a jejich hodnoty jsou nezáporné. RGB model patří mezi modely závislé na zařízení, tj. různá zařízení mohou zobrazovat stejné hodnoty RGB odlišně v závislosti na použité technologii. Mezi nejpoužívanější barevné prostory založené na RGB modelu patří například sRGB, Adobe RGB a CIERGB prostory.

Přestože je RGB snad nejznámějším barevným modelem, rozhodně není dokonalým. Jako nejvýraznější problém se nabízí výpočet vzdáleností mezi dvěma barvami za účelem jejich porovnání. Vzhledem k euklidovskému prostoru, ve kterém je RGB definován, nejde o nijak náročný matematický výpočet. Zádrhelem této techniky je případ, kdy jsou dvě barvy podobného odstínu ale odlišného jasů a saturace od sebe vzdálenější než dvě barvy odlišného odstínu ale podobného jasů a saturace. Tedy zelená a modrá si mohou být

v RGB prostoru blíže než dva různé odstíny červené. Což není zrovna v souladu tím, jak tyto rozdíly vnímají lidé. (Tkalčič a Tasič, 2003; Omer a Werman, 2004)

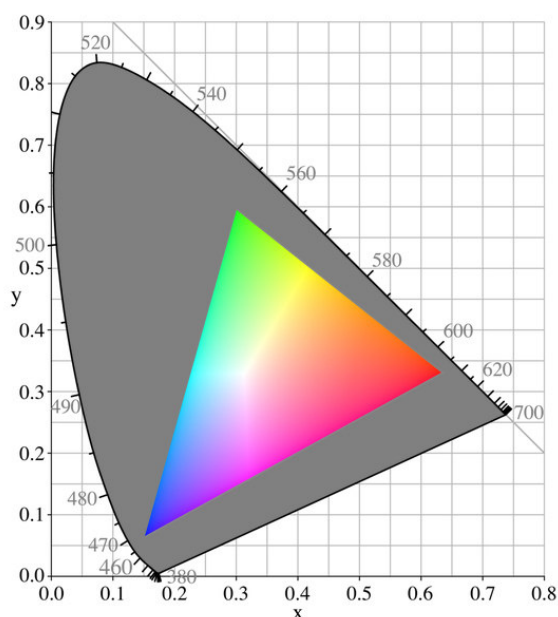


Obrázek 1.3: Barevný prostor odpovídající RGB barevnému modelu. RGB model je aditivní model míchání tří základních barev – červené (red), zelené (green) a modré (blue). (Převzato z Witcher (2019).)

Existují i prostory s více dimenzemi, například hojně využívaný CMYK (cyan, magenta, yellow, key), který může být i příkladem subtraktivních prostorů. CMYK začíná se všemi barvami (bílá) a postupně odebírá nechtěné barvy, dokud nedocílí požadovaného výsledku. Tento způsob se hojně využívá v inkoustových tiskárnách, kde popisuje jaký druh inkoustu je potřeba použít, aby odražené světlo produkovalo zamýšlenou barvu (Ibraheem et al., 2012).

1.1.2.2 Modely definované pomocí cylindrických souřadnic

Typ modelů, který využívá cylindrické souřadnice, zobrazuje barvy do těles ve tvaru koule, válce, kuželu apod. Achromatická středová osa zachycuje tón (value/lightness) od černé po bílou. Chromatické komponenty barvy tvoří odstín (hue) a jeho intenzita (chroma/saturation). Americký malíř Albert Munsell (1858–1918) popsal odstín jako odpověď na otázku „Jakou barvu má tato pastelka?“. Intenzita v jeho podání značí, kolik barvy je přítomno. Například růžová má ve srovnání s jasně červenou jen nízkou intenzitu. Poslední komponenta, tón, se pak vypořádává s bílou/černou součástí barvy (Hill, 2002). Munsell se snažil vyvinout intuitivní systém, který by sloužil umělcům k definování a organizování barev a který by byl založen na rozdílech a vztazích mezi barvami z lidského úhlu pohledu (Wyszecki a Stiles, 2000). Jeho HCV systém (opravdu jde spíše o systém než o model, jelikož chybí explicitní vyjádření rovnicemi) představuje odstíny rovnoměrně rozložené po obvodu kruhu se saturací narůstající ve směru od středu ke krajům. Hodnoty tónu (od černé po bílou) jsou zachyceny na ose kolmé k rovině kruhu. Protože maximální intenzita závisí na odstínu, je Munsellův systém asymetrický (Obrázek 1.5). Klíčovým



Obrázek 1.4: Gamut sRGB barevného prostoru. Sada primárních barev definuje barevný trojúhelník obsahující všechny možné kombinace daných základních barev. Šedá oblast vně trojúhelníku patří do barevného prostoru CIE a nelze v sRGB zobrazit. (Převzato z CIExy sRGB (2016)).

faktorem je percepční uniformita modelu, tedy snaha o to, aby vzdálenosti mezi barvami korespondovaly s rozdíly v jejich vnímání (Bergman a Beehner, 2008; Hill a McGraw, 2006; Wyszecki a Stiles, 2000).

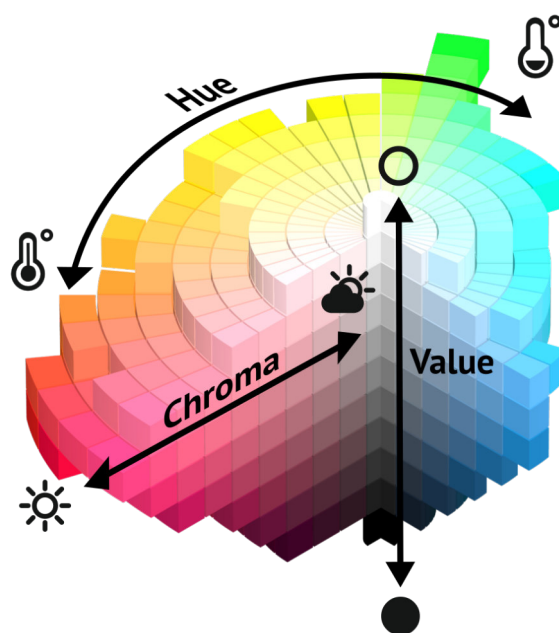
Barvy v Munsellově modelu nejsou ovšem definovány rovnicemi. Vychází z měření, jejichž hodnoty jsou k dohledání v tabulkách. Převod těchto hodnot mezi jinými modely je výpočetně náročný a neefektivní.

Na principu cylindrických souřadnic jsou založeny i modely HSL (hue, saturation, lightness) a HSV (hue, saturation, value) pocházející ze 70. let. Oba jsou závislé na zařízení, nicméně na rozdíl od Munsellova systému je možné jejich hodnoty snadno a rychle převést do jiných modelů (Ibraheem et al., 2012; MacEvoy, 2016).

1.1.2.3 CIE barevné modely

Později ve 20. století bylo vyvinuto několik dalších barevných systémů. Moderní standard pro lidmi vnímané barvy byl prvně definován v roce 1931, když CIE (Commission Internationale de l'Éclairage) vyvinula XYZ kolometrický barevný prostor vycházející ze spektrálních křivek standardizovaných pro lidské čípky (Obrázek 1.6) (Poynton, 2019). Tento model byl aktualizován v roce 1976 a vytvořil odvozené CIELUV ($L^*u^*v^*$) a CIELAB ($L^*a^*b^*$) standardy, oba více percepčně uniformní než původní XYZ model (Hill a McGraw, 2006).

CIELAB prostor odstraňuje nedostatky předchozích modelů a je definován jako reálný 3D prostor umožňující reprezentaci nekonečně mnoha možných barev. V praxi je často mapován do celočíselných hodnot s předdefinovaným rozsahem. Obdobně jako předchozí



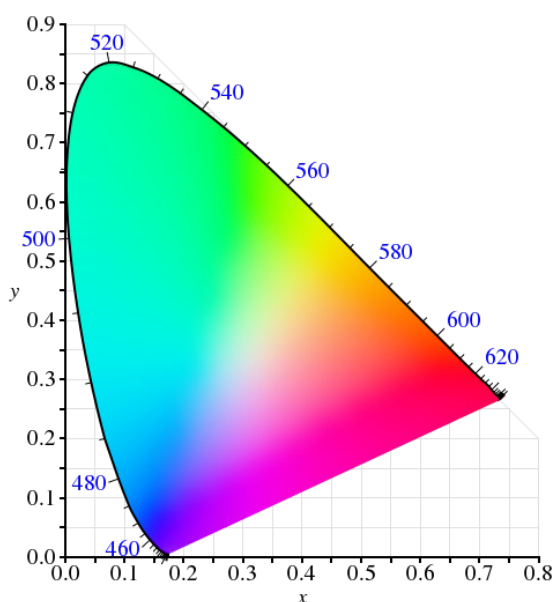
Obrázek 1.5: HCV prostor vycházející z Munsselova modelu. Barva je zde definována odstínem (hue), intenzitou (chroma) a tónem (value). (Převzato z Kolibri Image (2019).)

modely potřebuje i LAB tři veličiny pro charakterizaci barvy (Obrázek 1.7). Komponenta L^* (luminance) vyjadřuje hodnoty jasu na škále 0–100 (černá–bílá). Složky a^* a b^* popisují odstín bodu, kdy osa a^* představuje zeleno-červenou část (zelená v záporných číslech, červená v kladných) a na ni kolmá osa b^* pak modro-žlutou část (modrá v záporném směru, žlutá v kladném). Toto rozložení vychází z principu oponentní tvorby barev, jež, mimo jiné, vysvětluje, proč lidé nevnímají žádnou barvu jako červozelenou nebo žlutomodrou (Landa a Fairchild, 2005; Nguyen et al., 2007; Pridmore, 2013).

1.2 Zbarvení živočichů

Zbarvení organismů může být obecně zprostředkováno pigmentem absorbujícím světelné paprsky určitých vlnových délek (pigmentové barvy) nebo mikrostrukturami, které světlo odráží (strukturní barvy) a jejich kombinacemi. Pigmenty plazů (melaniny, karotenoidy, pteridiny a puriny) jsou skladovány ve specializovaných buňkách integumentu – chromatoforech ve vrstvách různých tlouštěk. Finální zbarvení je pak výsledkem uspořádání těchto buněk a jejich obsahu v kombinaci se strukturálními barvami. Rozeznáváme fyziologické změny barev, které jsou velmi rychlé (dějí se v rámci sekund nebo hodin) a pomalejší morfologické změny (trvajících dní až měsíce) (Olsson et al., 2013).

Fyziologická barvoměna je založena na vnitrobuněčném pohybu organel (shlukování nebo rozptýlení) nesoucích pigment uvnitř chromatoforů a může být kontrolována jak neurálně, tak hormonálně. Fyziologickou barvoměnu využívají například chobotnice nebo chameleoni k maskování a komunikaci (Veselá, 2007). Naopak podstatou morfologických změn jsou kvantitativní změny v množství, typu a rozložení chromatoforů, nebo typu a



Obrázek 1.6: Chromatický diagram CIE 1931 xy odpovídající řezu barevným prostorem CIE XYZ. Vnější obrysová křivka je označena vlnovou délkou v nanometrech. (Převzato z CIExy (2016))

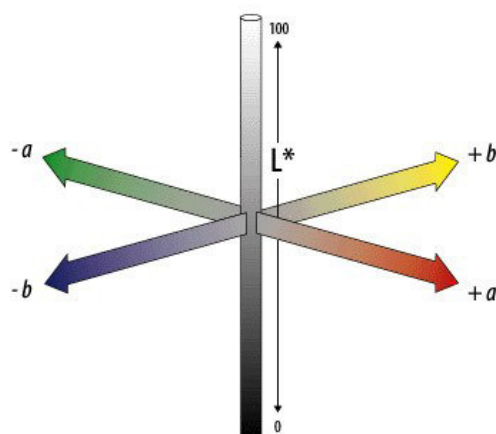
množství pigmentů. Příkladem může být dlouhodobá adaptace na prostředí nebo nápadné sezónní zbarvení v době reprodukce. Tyto změny mohou být indukovány stimuly prostředí nebo činností hormonů (Gans a Crews, 1992; Zug et al., 2001; Veselá, 2007; Stevens a Merilaita, 2011; Bajer et al., 2012; Bauerová, 2012; Pecháček, 2016).

1.3 Ještěrka obecná

Ještěrka obecná (*Lacerta agilis*) je jedním ze čtyř druhů ještěrek z čeledi ještěrkovitých (Lacertidae, Reptilia), které se vyskytují na území ČR a SR (Dungel a Řehák, 2011). Areál rozšíření zahrnuje skoro celý palearkt (Evropa, Kavkaz až centrální Asie (Moravec a Berec, 2015)) a ještěrky využívají nadmořské výšky od pobřeží až do cca 1700 m. n. m. Ještěrka obecná se vyskytuje převážně v mírném pásu s dobře osluněnými lesostepními biotopy s roztroušeným porostem nízkých dřevin a odhaleným substrátem. Často využívá písčité, kamenité nebo lehce hlinité podklady, v jejichž skulinách může najít úkryt. Za dlouhodobější obydlení volí často opuštěné nory, v některých případech si vyhrabává i vlastní (Moravec a Berec, 2015).

Ještěrka obecná osidluje i antropogenní plochy urbanizovaných oblastí (příkopy, hřbitovy, sady, apod.). Schopnost kolonizovat nové biotopy podobného typu ji řadí k pionýrským druhům. Postupná fragmentace a devastace vhodných biotopů má za následek roztroušené metapopulace a celková populační hustota ještěrky obecné tak pomalu klesá. V naší přírodě má ještěrka obecná také bioindikační a estetický význam, je chráněna zákonem a řadí se k silně ohroženým druhům (Moravec a Berec, 2015).

Ještěrka obecná se se svou průměrnou délkou 17 cm řadí mezi středně velké druhy dožívající se 10–13 let (Olsson, 1994a; Dungel a Řehák, 2011). Hlava je tupě kuželovitá,



Obrázek 1.7: Barevný prostor odpovídající CIE LAB barevnému modelu. Charakterizace barvy se skládá z jasu (luminance), zeleno-červené komponenty (a) a modro-žluté komponenty (b). (Převzato z Cavanaugh (2008).)

končetiny jsou relativně krátké, pětiprsté; dlouhý, štíhlý, lámavý ocas zabírá 56–64 % celkové délky těla a na hřbetě bychom našli pruh tvořený nejčastěji 10 (8–16) podélnými kýlnatými šupinami tmavých odstínů. V cyklických intervalech svlékají ještěrky po částech starou pokožku a zpravidla ji ihned pojídají (Ditmars, 1933; Dungel a Řehák, 2011; Moravec a Berec, 2015).

Tak jako není ještěrka obecná striktně vázána na druhovou skladbu porostu nebo vyhraněný typ podloží není ani potravním specialistou. Podobně jako ostatní druhy z rodu *Lacerta*, je i ještěrka obecná hmyzožravá. V menší míře požívá také měkkýše, kroužkovce, případně i vejce a mláďata ještěrek (i vlastního druhu). Je-li potravy dostatek, využívá ještěrka obecná vyčkávací strategii lovu (sit-and-wait foraging) a když se nabídka potravy sníží, přejde na strategii aktivního vyhledávání (active foraging). Funkci hlavního průzkumného orgánu zastává dlouhý, hluboce vykrojený jazyk s množstvím chemoreceptorů (Pianka, 1973; Baeckens et al., 2017; Moravec a Berec, 2015; Ditmars, 1933).

Ještěrka obecná patří mezi ektotermní živočichy, jejichž fyziologické funkce jsou ovlivňovány a limitovány teplotou prostředí. Rychlost, bdělost, schopnost ulovit kořist a uniknout predátorovi, trávení, produkce spermií, načasování a frekvence rozmnožování, růst – to vše závisí na teplotě. Když teplota poklesne, sníží se i rychlost těchto procesů. Pokud nastane příliš velká zima, ještěrka přestává být aktivní a přečkává toto období ve stavu brumace, během které spotřebovává metabolismus jen velmi málo energie (Pianka a Vitt, 2003).

Základním mechanismem udržování tělesné teploty v daném úzkém rozmezí je u ještěrky obecné behaviorální termoregulace (Castilla et al., 1999). Primárním zdrojem získávání tepla je konduktivita substrátu. Ke slunění pak využívá ještěrka různá exponovaná místa (pařezy, polámané větve, kameny, nízký travní porost nebo odkrytý substrát) a natáčí své tělo v co nejlepším úhlu ke slunečním paprskům, aby tak maximalizovala získané teplo ze slunce (Pianka, 1973). Absorpci tepla napomáhá i tmavé zbarvení pokožky a mnoho jemných kapilár, které rychle transportují teplo do středu těla (Pianka a Vitt, 2003). Ochlazovacím mechanismem je pak aktivní vyhledávání stínu a ukryvání se (Huey a Slatkin, 1976).

Potřeba termoregulace ovlivňuje celkovou aktivní periodu (Avery, 1976), přičemž specifická denní i sezónní aktivita je závislá na klimatických a geografických podmínkách (Moravec a Berec, 2015). V souvislosti s denní teplotou a intenzitou slunečního svitu pozorujeme u ještěrky obecné jednovrcholový (nejaktivnější jsou v nejteplejších poledních hodinách – jaro a podzim) nebo dvouvrcholový (nejaktivnější jsou mimo nejteplejší část dne, přes poledne často nastupuje diapauza – letní období) průběh denní aktivity (Moravec a Berec, 2015; Dungel a Řehák, 2011; Kuranova et al., 2005; Heltai et al., 2015). V rámci areálu ČR je ještěrka obecná obvykle aktivní od března do září až října (aktivní perioda se odvíjí od teplotních podmínek daného roku) (Dungel a Řehák, 2011). Zimu tráví v norách nebo pod kořeny stromů a keřů. Z hibernace se nejdříve probouzejí mláďata, která potřebují více času na získání potravy za účelem intenzivního růstu, následují samci a nakonec samice.

Barva ještěrky obecné se liší mezi pohlavími a mění se s věkem i během roku (Smolinský, 2016). Zbarvení a kresba hřbetu dospělých jedinců je typicky oddělena od zbarvení a kresby boků dvěma podélnými pruhy světlé barvy (bělavá, světle šedá, šedohnědá). Boky samic se nijak výrazně neliší od zbarvení hřbetu. U samců ovšem v období rozmnožování pozorujeme změnu od nevýrazného zelenohnědého-hnědošedého odstínu k sytě trávově zelenému. Mění se nejen boky, ale i strany hlavy a přední končetiny (ať už celé nebo jen částečně). Ventrální strana samic je obvykle smetanově až perleťově bílá, žlutobílá. Zbarvení břicha u samců odráží jejich věk a pohlavní aktivitu. Může být světle nazelenalé až žlutozelené. Zadní nohy samců a oba páry končetin samic jsou šedohnědé až hnědé. Stejnou barvu má i ocas, který navíc nese kresbu (tmavé, až černé skvrny se světlým středem), která na něj přechází z oblasti hřbetu a boků. Hřbet a boky nedospělých jedinců jsou šedé až hnědé, bez výrazných podélných proužků. Ventrální strana je bělavá až žlutobílá (Moravec a Berec, 2015; Dungel a Řehák, 2011).

Relativně stabilní typické zbarvení tzv. *forma typica* (barva těla a vzor), popsané výše, se může rozlišovat do několika dalších barevných forem. Jejich počet a definice se často napříč literaturou liší a jen u některých z nich existuje slabý konsenzus (Jablonski et al., 2017). O klasifikaci těchto forem se pokusily Kotenko a Sviridenko (2010), jejichž přehledem se řídí i tato práce. Podle Moravec a Berec (2015) bychom v České republice kromě formy *typica* našli nejčastěji morfu zvanou *erythronota*. Ta se vyznačuje chybějícím vzorem na zádech a jednobarevným šedohnědým až červenohnědým zbarvením. Podobnou formou je *immaculata* (jednobarevná *concolor* a dvoubarevná *bicolor*), které chybí vzor i na bocích. Obě zmíněné se mohou vyskytovat i ve verzi *punctata* s drobnými skvrnami. Kotenko a Sviridenko (2010) pojmenovaly ještě dalších devět forem v závislosti na přítomnosti skvrn, ok, linií a různých jejich kombinací. V případě přebytku nebo nedostatku pigmentu rozlišujeme také barevné aberace (melanističtí, hypomelanističtí jedinci) (Smolinský, 2016; Moravec a Berec, 2015; Kotenko a Sviridenko, 2010; Jablonski et al., 2017). Je ovšem třeba zdůraznit, že tato klasifikace založená na vzoru a zbarvení nejspíše nereflektuje fylogenetické vztahy a nemá tak taxonomický význam. Výskyt jednotlivých forem se liší mezi metapopulacemi a jejich význam je prozatím přisuzován rozdílným podmínkám v lokálních biotopech (Jablonski et al., 2017).

U ještěrky obecné se vyskytuje výrazný pohlavní dimorfismus, díky kterému se řadí k modelovým druhům pro zkoumání tohoto fenoménu. Samci jsou obecně menší a lehčí než samice. Z dalších morfologických rysů charakterizuje samce rovněž robustnější sta-

věná hlava, delší ocas se zesíleným kořenem a výrazně vyvinuté stehenní póry. U samic nacházíme poměrově delší trup. Tyto vlastnosti jsou upřednostňovány pohlavním výběrem u samců (větší hlava se vyvinula skrz samčí rivalitu) a fekunditním výběrem u samic (délka trupu kladně koreluje s množstvím vajíček) (Olsson et al., 2002; Gvoždík a Boukal, 1998; Moravec a Berec, 2015).

Samci ještěrky obecné jsou polygynní a v období páření, které probíhá od května do července, jsou i teritoriální. Boj o samici začíná hodnocením soupeře podle výraznosti zeleného zbarvení boků, tzv. odznaků. Toto svatební zbarvení je nejméně výraznější od prvního jarního svlékání až do konce páření a jeho rozsah a intenzita odráží genetickou kvalitu jedince a koreluje s velikostí těla (Pérez i de Lanuza et al., 2013b; Moravec a Berec, 2015). Slabší samci se naučí tyto znaky rozpoznávat a do soubojů se silnějšími protivníky se pak ani nepouští. Jen asi 25 % samčích interakcí vygraduje až k fyzickému boji. Ten může trvat pár sekund nebo i 15 minut. Většinou však zanechává jen povrchové jizvy (Olsson, 1994a,b). Samice ještěrek se páří s jedním nebo více samci. Mimo plodné období páření odmítají, v plodném období ovšem nemá na přijetí samce vliv jeho velikost či zbarvení, ani příbuznost nebo parazitární nálož (Olsson, 1993b; Olsson a Madsen, 1995; Olsson et al., 1996). Po kopulaci samec zůstává u samice ještě několik hodin nebo i dní (Olsson, 1993b) a chrání ji před jinými samci, čímž snižuje šanci na kompetici spermií, přičemž doba hlídání je negativně korelována s velikostí odznaku (Pérez i de Lanuza a Font, 2007).

Samice ještěrky obecné kladou snůšku 4–15 vajec (velikost snůšky se mění s velikostí těla) (Olsson et al., 1996; Olsson a Madsen, 1995). Pro vejce vyhrabávají malé jamky přímo do země nebo pod kameny apod. Délka inkubace vajec závisí výrazně na inkubační teplotě. Po přibližně 40–60 dnech se líhnou mláďata o velikost 6–8 cm (Moravec a Berec, 2015). Podle vlastních pozorování se mláďata objevovala začátkem července. Pohlavní dospělosti dosahují ve 2.–3. roce života.

Samci dospívají při nižší tělesné velikosti a do rozmnožování se obvykle zapojují po druhém zimování. Samice kladou své první snůšky až o rok později, potřebují totiž více času na nabráním tělesných zásob pro tvorbu vajec (Moravec a Berec, 2015; Llorente a Carretero, 2000). Během dospívání se mění i zbarvení jedinců. Objevuje se typická subadultní/adultní kresba včetně výrazných podélných pruhů (Moravec a Berec, 2015).

Zbarvení a jeho změna v období páření je pro ještěrku obecnou důležitým signálem, který může ovlivnit jak sociální interakce, tak i schopnost termoregulace (Clusella Trullas et al., 2007). Mimo reprodukční období splývá ještěrka díky kryptickému zbarvení se svým okolím. V době páření by se ovšem samec vystavující se na exponovaném místě s pestrobarevným svatebním šatem ve snaze zaujmout samici a zároveň odradit konkurenty mohl snadno stát úlovkem predátora.

Mezi přirozené nepřátele ještěrky obecné patří například ptáci, menší savci jako třeba ježci nebo kuny, a v obydlých oblastech také slepice nebo kočky. Při kamufláži spoléhá většinou ještěrka obecná na svou nehybnost a „maskovací vzor“ na těle. V případě odhalení míří k nejbližšímu úkrytu (vyšší porost, skulina v zemi apod.). Při svém útěku se ovšem náhle zastavují nebo prudce mění směr pohybu ve snaze svést predátora ze stopy. Nevydařili se tyto úhybné manévry a ještěrka je lapena, může se vzdát svého ocasu (tzv. autotomie). Kontrakce ocasních svalů oddělí ocas v místě zlomových plošek od těla, čímž je pozornost predátora odvedena k trhavě se pohybující odlomené části těla. (Moravec a Berec, 2015; Pianka, 1973; Čihař, 1994).

Kapitola 2

Metodika

Sběr dat v roce 2018 probíhal od května do srpna, v přibližně týdenních intervalech (celkem 11 výjezdů do terénu). Vzhledem k tomu, že ještěrky vylézají z děr za účelem lovu potravy a nahřátí se na slunci, probíhal odlov pouze za vhodného počasí (jasno, polojasno, bezvětří nebo jen mírný vítr), které jim tyto činnosti umožňovalo. Ještěrky byly loveny v rozdílných časech v závislosti na teplotě a s tím spojené aktivitě. V jarních měsících probíhal odchyt okolo poledne, v letních měsících pak převážně v ranních hodinách (8–10), kdy jejich tělesná teplota byla nižší a byly tedy pomalejší.

Odchycení jedinci byli uchovávaní na stinném stanovišti v prodyšných plátěných pytlících. Ulovené ještěrky byly následně vyfotografovány na standardní šedé podložce (JJC neutrální destička, odraznost 18 %, RGB (127, 127, 127)), která byla zastíněním uchráněná od nežádoucího střídání světla a stínu.

Fotografie byly v průběhu sezóny pořizovány různými přístroji, nejčastěji fotoaparátem Olympus SP500UZ nebo Canon EOS 400D s objektivem Canon EF28–90mm, na stativu, vždy bez blesku, s objektivem směřujícím kolmo na podložku. Pro zachování co největšího množství informace bylo preferováno ukládání v RAW formátu, pokud ho daný přístroj podporoval. Byl zaznamenán počet ektoparazitů vyskytujících se na těle ještěrky a nově odchycení jedinci byli značeni metodou podle Dunham et al. (1988). Následně byla ještěrka vypuštěna.

Lokalita v Hustopečích, okres Břeclav (48.935N, 16.716E) na které byl prováděn odchyt v roce 2018, měla charakter ovocného sadu. Jednalo se o cca 250 metrů dlouhý 10 metrů široký pás pokosené trávy a řídce se vyskytujících ovocných stromů, mezi nimiž byly ponechány ostrůvky s vyšším porostem, svažující se k jihu. Přístup na danou parcelu byl po dohodě odsouhlasen majitelem.

Terénní výzkum v Hustopečích byl realizován na základě výjimky ze základních podmínek ochrany zvláště chráněných druhů živočichů daných ust. § 50 odst. 2 zákona o ochraně přírody a krajiny (dále jen ZOPK) podle ust. § 56 odst. 1 a ve smyslu ust. § 56 odst. 2 písm. d) ZOPK. Vydané odborem životního prostředí krajského úřadu Jiho-moravského kraje, číslo jednací JMK 38000/2018, platné do 31. 12. 2020 a Osvědčení o odborné způsobilosti k navrhování pokusů a projektů pokusů podle § 15d odst 3 zákona č. 246-1992Sb na ochranu zvířat proti týrání, ve znění pozdějších předpisů, číslo CZ01287, vydané na jméno Ing. Radovan Smolinský Ph.D. et Ph.D., platné do 13. 4. 2021.

Pro účely této práce byla k dispozici data z odchyty z roku 2007, která pocházejí z lokality Unín, okres Skalica, Slovensko. Data poskytl Ing. Radovan Smolinský Ph.D. et Ph.D. Odlov v Uníně byl prováděn v ovocných sadech na svazích s jižní expozicí s potokem v údolí. Mezi jednotlivými sady se vyskytoval travní porost s náletem křovin a stromů. Lokalita byla obklopena poli a na severním okraji listnatým lesem.

Celkem bylo v letech 2007 a 2018 odchyceno 238 jedinců, někteří i opakovaně. Pro každého z nich bylo pořízeno několik snímků zad, břicha a boků. Ty následně prošly ruční kontrolou a výběrem. Původní fotografie byly ve formátu raw, tiff nebo jpg. Všechny úpravy byly prováděny v RStudios (R verze 3.4.2, s využitím knihoven **EImage**, **imager**, **stringr**, **tiff**) a jednotlivé mezikroky i výsledné obrazy byly ukládány v bezeztrátovém formátu tiff. Vstupními hodnotami byly hodnoty R, G a B kanálu pro každý pixel.

Každá fotografie dále prošla standardizací barev s využitím neutrální šedé podložky (Stevens et al., 2007). Náhodně bylo zvoleno 10 reprezentativních bodů pozadí a byl spočítán jejich průměr. Pozorované R, G, B hodnoty tohoto průměru byly porovnány s teoretickými (127,127,127) a pro každý kanál byl vypočten převodní poměr ($127/255 - \bar{x}_i$, kde \bar{x}_i je průměr zvolených bodů na šedé podložce pro jednotlivé kanály). Všechny pixely obrazu v jednotlivých kanálech byly adjustovány tímto převodním poměrem (Bergman a Beehner, 2008; Villafuerte a Negro, 1998; Kendal et al., 2013).

Ze standardizovaných fotografií byl ručně vyříznut obdélník se zájmovou částí těla (od předních končetin k zadním).

2.1 Výběr barevného modelu

Protože RGB prostor nezachycuje věrně vnímání barev, bylo potřeba zvolit jinou variantu. Jelikož použité fotoaparáty neumožňují zachycení barev mimo lidské viditelné spektrum a žádný vhodný model vyjadřující vidění ještěřky obecné nebyl nalezen, byl výběr zúžen na již dříve představené barevné prostory. Byl vybrán CIELAB model, který poskytuje intuitivní souřadnice barev a v jehož euklidovském prostoru bude výpočet vzdáleností přehledný.

Vzhledem k tomu, že RGB model je závislý na zařízení (device-dependent), kdežto CIELAB není, neexistuje žádný jednoduchý převod mezi těmito dvěma systémy. Vstupní hodnoty musí být ve standardizovaném formátu sRGB (0–1), než mohou být transformovány do CIELAB prostoru. Tato konverze probíhá ve třech krocích:

1. Inverzní vyhlazování (Inverse Companding)

Nejdříve jsou hodnoty *RGB* (značeny velkými písmeny nebo obecně *V*) zlinearizovány s vůči energii *rgb* (značeno malými písmeny nebo obecně *v*)

$$v \in \{r, g, b\}$$

$$V \in \{R, G, B\}$$

Tato operace je provedena pro každý z kanálů RGB převodní funkcí

$$v = \begin{cases} \frac{V}{12,92}, & \text{pro } V \leq 0,04045; \\ \left(\frac{V+0,055}{1,055}\right)^{2,4} & \text{jinak} \end{cases} \quad (2.1)$$

2. z RGB do XYZ

Mějme získané hodnoty (r, g, b) a jejich referenční bílý bod $(X_W S, Y_W S, Z_W S)$. Pro specifikaci referenční bílé byla ponechána výchozí volba D65 (0,95047; 1; 1,08883), která reprezentuje běžné nepřímé denní světlo. Protože sRGB prostor je definován relativně vůči referenční bílé D65, kdežto prostor XYZ vůči D50 $(X_W D, Y_W D, Z_W D)$, je nutné zařadit do převodu ještě chromatickou adaptaci, která zohledňuje tyto přechody.

Samotný převod je ukázán v následujících rovnicích:

$$\begin{bmatrix} X \\ Y \\ Z \end{bmatrix} = [M] \begin{bmatrix} R \\ G \\ B \end{bmatrix}, \quad (2.2)$$

kde

$$[M] = [M_A]^{-1} \begin{bmatrix} \rho_D/\rho_S & 0 & 0 \\ 0 & \gamma_D/\gamma_S & 0 \\ 0 & 0 & \beta_D/\beta_S \end{bmatrix} [M_A] \quad (2.3)$$

$$\begin{bmatrix} \rho_S \\ \gamma_S \\ \beta_S \end{bmatrix} = [M_A] \begin{bmatrix} X_W S \\ Y_W S \\ Z_W S \end{bmatrix} \quad (2.4)$$

$$\begin{bmatrix} \rho_D \\ \gamma_D \\ \beta_D \end{bmatrix} = [M_A] \begin{bmatrix} X_W D \\ Y_W D \\ Z_W D \end{bmatrix} \quad (2.5)$$

Různé metody (XYZ Scaling, Bradfordova metoda, Von Kriesova metoda) definují $[M_A]$ odlišně.

V následujícím kroku se už dostáváme k transformaci do CIELAB prostoru

3. z XYZ do LAB

Tato konverze vyžaduje opět hodnoty referenční bílé (X_W, Y_W, Z_W)

$$L = 116f_y - 16 \quad (2.6)$$

$$a = 500(f_x - f_y) \quad (2.7)$$

$$b = 200(f_y - f_z), \quad (2.8)$$

kde

$$f_x = \begin{cases} \sqrt[3]{x_r}, & \text{pro } x_r < \varepsilon; \\ \frac{\kappa x_r + 16}{116}, & \text{jinak} \end{cases}$$

$$f_y = \begin{cases} \sqrt[3]{y_r}, & \text{pro } y_r < \varepsilon; \\ \frac{\kappa y_r + 16}{116}, & \text{jinak} \end{cases}$$

$$f_z = \begin{cases} \sqrt[3]{z_r}, & \text{pro } z_r < \varepsilon; \\ \frac{\kappa z_r + 16}{116}, & \text{jinak} \end{cases}$$

$$x_r = \frac{X}{X_W}$$

$$y_r = \frac{Y}{Y_W}$$

$$z_r = \frac{Z}{Z_W}$$

$$\varepsilon = \begin{cases} 0,008856 & \text{současný CIE standard} \\ 216/24389 & \text{zamýšlená hodnota} \end{cases}$$

$$\kappa = \begin{cases} 903,3 & \text{současný CIE standard} \\ 24389/27 & \text{zamýšlená hodnota} \end{cases}$$

Detailnější vysvětlení převodů a proměnných je k nalezení na stránkách B. Lindbloom (Lindbloom, 2001).

Výše popsaný proces je implementován ve funkci `convertColor`, pomocí které byly jednotlivé pixely každé fotografie převedeny ze standardního RGB (sRGB) do zvoleného CIELAB prostoru. Algoritmem použitým pro chromatickou adaptaci je zde Von Kriesova metoda (Lindbloom, 2001).

2.2 Shlukování pomocí k -průměrů

Ještěrky obecné mají na těle barevné vzory (kapitola 1.3), které jsou pro studium barev rušivým signálem. Porovnání jednotlivých fotografií navíc komplikují rozdíly ve velikosti zvířat, velikosti výřezu a v poloze některých zvířat na fotografiích. Z toho důvodu byly z obrázků vyextrahovány dominantní barvy (Dinnage, 2014; Chow, 2014; Leifer, 2009). Pro tento úkol byla zvolena nehierarchická shlukovací metoda k -průměrů (k -means).

Principem této techniky je rozdělení n bodů do k skupin v mnohorozměrném prostoru tak, aby vnitroskupinová podobnost byla co největší a zároveň, aby od sebe byly shluky

co nejvíce odděleny, k čemuž se využívá minimalizace celkové sumy čtverců vzdáleností uvnitř skupin. Základem je jednoduchý cyklický výpočet vzdáleností (Haruštiaková, 2012):

1. Náhodně je zvoleno k bodů z datasetu jako počáteční centroidy
2. Každý bod je přiřazen k nejbližšímu centroidu
3. Střed každého shluku je přepočítán
4. Pozice jednotlivých bodů je přehodnocena. Má-li objekt nejbližší ke vlastnímu centroidu, jeho přiřazení ke shluku se nemění. V opačném případě je přiřazen ke shluku, k jehož centroidu má nejbližší.
5. Body 3 a 4 se opakují, dokud už žádný další přesun nezlepší kritéria

V našem případě bude shlukovací algoritmus vytvářet skupiny pixelů na základě jejich barvy. Každý z $m \times n$ pixelů snímku sestává ze tří komponent – hodnot L, a, b. Jednotlivé trojice mohou být považovány za souřadnice barevného bodu v euklidovském prostoru LAB a mohou tedy sloužit jako vstupní data pro shlukovací algoritmus. Pixely podobných barev budou příslušet ke stejnému shluku a výsledné centroidy (průměry bodů ve shluku) budou reprezentovat dominantní barvy fotografie (Thakkar, 2016).

Metoda k -průměrů je zvláště vhodná z několika důvodů – dokáže se vypořádat s objemným datovým souborem a je relativně rychlá. Nevýhodou je citlivost na odlehlé hodnoty a nutnost stanovení počtu shluků k dopředu. Při nesprávné volbě může algoritmus získat pouze lokální extrém, o kterém nemáme jistotu, že je zároveň globálním extrémem (Haruštiaková, 2012). Existuje řada metod pro určení optimálního počtu shluků. Kromě metody pokus-omyl patří mezi nejpoužívanější například sutinový graf (scree plot, elbow method), určení koeficientu siluety (silhouette method) nebo gap statistika (Pham et al., 2005; Haruštiaková, 2012; Kassambara, 2018).

2.2.1 Výběr k

Určování optimálního počtu shluků pomocí sutinového grafu je značně subjektivní a zbylé dvě výše uvedené metody nejsou vhodné pro větší objem dat. Pham et al. (2005) představili metodu, založenou na informacích získaných v průběhu algoritmu k -průměrů, která napomáhá při volbě k . Tato metoda je schopná navrhnout několik vhodných hodnot k pro různé varianty podrobnosti výsledků. K výběru počtu shluků je použita funkce $f(k)$ (2.9)

$$f(k) = \begin{cases} -1 & \text{pro } K = 1; \\ \frac{S_K}{\alpha_K S_{K-1}}, & \text{pro } S_{K-1} \neq 0, \forall K > 1; \\ 1 & \text{pro } S_{K-1} = 0, \forall K > 1 \end{cases} \quad (2.9)$$

$$\alpha_K = \begin{cases} 1 - \frac{3}{4N_d}, & \text{pro } K = 2 \text{ a } N_d > 1; \\ \alpha_{K-1} + \frac{1 - \alpha_{K-1}}{6} & \text{pro } K > 2 \text{ a } N_d > 1, \end{cases} \quad (2.10)$$

kde S_k je vnitroshluková variabilita pro k shluků, N_d je počet parametrů datasetu (např. počet dimenzí) a α_k je váhový faktor.

Funkce $f(k)$ bere do úvahy kritérium minimalizace celkové vnitroshlukové variability a je nezávislá na množství shlukovaných objektů. Předpokládá, že počet shluků k , je mnohem menší než počet objektů.

Hodnota $f(k)$ je poměrem skutečné a odhadované vnitroshlukové variability a pro rovnoměrné rozdělení je rovna 1. S narůstajícím k k této hodnotě také konverguje. Nízké hodnoty $f(k)$ značí vysoce koncentrované a dobře rozdělené shluky. Doporučená prahová hodnota ($f(k) < 0,85$) byla určena experimentálně. Pro hodnoty vyšší než 0,85 nelze určit dobře oddělené shluky a rozdělení dat se považuje za rovnoměrné. Výše popsany přístup byl implementován v **R** balíku **kselection** (Rodriguez, 2015).

Přestože se díky tomuto výpočtu může zdát volba počtu shluků pro metodu k -průměrů až triviální, je stále potřeba brát v úvahu i biologické aspekty a smysl volby počtu shluků dominantních barev u ještěrek.

Analyzované fotografie byly rozděleny podle věku a pohlaví do čtyř skupin – juvenilní jedinci, subadulti, adultní samci a adultní samice a každá skupina prošla výše popsaným procesem hledání k a následné shlukové analýzy metodou k -průměrů. Jednotlivé pixely tak získaly informaci o příslušnosti ke shluku. Zbarvení v průběhu sezóny, neboli frekvence výskytu i -tého shluku pro j -tou fotografii $C_{i,j}$ byla získána následovně:

$$C_{i,j} = \frac{p_{i,j}}{p_j}, \quad (2.11)$$

kde $p_{i,j}$ je počet pixelů v i -tém shluku pro j -tou fotografii a p_j je počet všech pixelů pro j -tou fotografii. Touto funkcí získané body mohou být proloženy křivkou/modelem, vyjadřující změnu ve zbarvení.

2.3 Modelování změny zbarvení v průběhu sezony

Z kapitoly 1.3 vyplývá, že ještěrka obecná mění v období rozmnožování zbarvení. K zachycení tohoto trendu použijeme vypočítané frekvence zastoupení dominantních barev (Rovnice 2.11), které byly použity k odstranění vlivu vzoru, velikosti a pozice jedinců na fotografiích. Bude nás tedy zajímat vývoj frekvencí jednotlivých skupin v čase.

Lineární modely

Nejjednodušším vyjádřením by byla lineární regrese (2.12). Ta modeluje vysvětlovanou proměnnou y (v našem případě frekvenci výskytu) pomocí systematické vysvětlující proměnné (prediktoru) x (zde čas), regresních koeficientů β a normálních náhodných reziduálních hodnot ε_i :

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 X_i + \varepsilon_i \quad (2.12)$$

$$\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$$

Cílem modelování je odhadnutí hodnot β . Zpravidla k tomu využíváme metodu nejmenších čtverců, která se snaží minimalizovat druhé mocniny rozdílů mezi jednotlivými pozorováními a regresní nadrovinou (přímkou v dvourozměrném prostoru) (Vojvoda, 2013).

Zobecněné lineární modely

Pokud lineární model dostatečně nevystihuje průběh dat, nabízí se alternativa zobecněných lineárních modelů (Generalized Linear Model, GLM), která je ve svých předpokladech o něco robustnější a mění přímou lineární závislost na nějakou obecnější funkci pomocí tzv. linkovací funkce g . Podobně jako u klasického lineárního modelu zde definujeme systematickou lineární kombinaci vysvětlujících proměnných, nazýváme ji ovšem lineárním prediktorem η (2.13). Ten představuje transformovanou střední hodnotu linkovací funkcí g , jež rozšiřuje pole působnosti tohoto modelu. Přibývají také možnosti rozdělení nevysvětlené variability (reziduí), která již nemusí splňovat podmínku normality, ale může obsáhnout i jiná rozdělení. Pro GLM platí, že veličiny Y_i jsou nezávislé a patří do nějaké exponenciální rodiny rozdělení. Výpočet regresních koeficientů se u GLM stává náročnější; získávají se metodou maximální věrohodnosti (Blahovský, 2015; Kolářček, 2015).

$$\eta_i = \beta_0 + \sum_{j=1}^p \beta_j X_{ij} \quad (2.13)$$

$$g(\mu_i) = \eta_i,$$

kde $\mu_i \equiv E(Y_i)$ a g je hladká monotónní funkce.

Zobecněné aditivní modely

Přestože GLM nabízí flexibilnější možnosti modelování než lineární modely, stále předpokládají lineární nebo jinou parametrickou formu vztahu mezi závislými proměnnými a jejich prediktory.

O něco větší volnost v předpokladech nabízí zobecněné aditivní modely (Generalized Additive Models GAM, představeny v (Hastie a Tibshirani, 1990), které a priori žádný konkrétní vztah nepředpokládají, stačí, že tento vztah je „hladký“. V tomto ohledu mohou být GAM užitečné při odhalování nelineárních efektů prediktorů a odhadování jejich vlivu na závisle proměnnou (Hastie a Tibshirani, 1990).

GAM můžeme zapsat v podobě:

$$g(\mu_i) = \beta_0 + \sum_{j=1}^p f_j X_{ij}, \quad (2.14)$$

kde $\mu_i \equiv E(Y_i)$ a $Y_i \sim$ exponenciální rodina rozložení.

Tak jako v GLM i zde platí, že Y_i je vysvětlovaná veličina, β_0 je intercept a f_j jsou nějaké hladké funkce kovariát X_m (Jones a Almond, 1992). Tyto funkce mají za úkol zachytit trend v datech, aniž by byly ovlivněny přítomným šumem.

Přesnost odhadu GAM závisí na volbě vhodné hladké funkce. Nejintuitivnějším způsobem je nejspíše odhad pomocí polynomu n -tého stupně, kdy dimenzi polynomu volíme dle uvážení. Funkce odhadnuté tímto způsobem ovšem trpí na velké výkyvy. Snížením požadavků na hladkost se těchto velkých oscilací můžeme zbavit. Pro vyhlazení složitějších modelů můžeme využít univerzálnější kubické splajny. Funkce popsaná těmito splajny osciluje méně a zároveň je dostatečně hladká (Hurdálková, 2018).

Mějme množinu bodů $\{x_i, y_i: i = 1, \dots, n\}$, kde $x_i < x_{i+1}$. Kubický splajn je spojitá funkce $g(x)$ se spojitou první i druhou derivací taková, že na každém intervalu $[x_i, x_{i+1}]$ je tento úsek funkce polynomem třetího stupně (kubickým polynomem). Body $x_i, i = 1, \dots, q - 2$, ve kterých funkci vyhodnocujeme, nazýváme uzly a jejich polohu je třeba zvolit.

Po nalezení jednotlivých hladkých funkcí zbývá ještě odhad celkového modelu. K tomu se využívá převod GAM na tzv. penalizovaný GLM, kde penalta je „pokoutou“ za přílišnou křivost funkce. Báze jednotlivých hladkých funkcí f_j , můžeme vyjádřit jako:

$$f_j(x_j) = \sum_{i=1}^{q_j} \beta_{ji} b_{ji}(x_j), \quad (2.15)$$

kde b_{ji} jsou lineárně nezávislé bázové funkce a β_{ji} jsou koeficienty vyhlazování, které je potřeba odhadnout. Pro odhad GAM využíváme penalizovanou metodu maximální věrohodnosti, která potlačuje příliš křivé odhady funkcí f_j . Penalizovaná věrohodnostní funkce je pak ve tvaru:

$$l_p(\beta) = l(\beta) - \frac{1}{2} \sum_j \lambda_j \beta^\top \mathbf{S}_j \beta, \quad (2.16)$$

kde $l(\beta)$ je věrohodnost modelu, \mathbf{S}_j je matice známých koeficientů a λ_j jsou tzv. vyhlazovací parametry zabezpečující kompromis mezi fitováním modelu a jeho vyhlazováním. V rovnici (2.16) vidíme dvě základní části statistického modelu – stochastická komponenta $l(\beta)$, zachycuje strukturu dat a deterministická část je specifikována penaltou $\frac{1}{2} \sum_j \lambda_j \beta^\top \mathbf{S}_j \beta$. Chceme-li tedy maximalizovat věrohodnost penalizovanou $l_p(\beta)$, musíme nejprve odhadnout hodnoty λ_j . Vzhledem k tomu, že parametr středí kvadratické chyby σ^2 není znám, zvolíme metodu křížové validace (Ordinary Cross Validation OCV, Generalized Cross Validation GCV) (Hurdálková, 2018).

S odhadnutým vyhlazovacím parametrem λ_j lze odhadnout také parametry β pomocí penalizované iterační metody vážených nejmenších čtverců (Penalized iteratively re-weighted least squared P-IRLS).

R poskytuje několik nástrojů pro vytvoření zobecněného aditivního modelu. Jedním z nich je funkce `gam` z balíku `mgcv`.

2.4 Výpočet rozdílů mezi formami

Jedním z cílů této práce je odlišení jednotlivých minoritních forem mezi sebou a také od formy *typica* s případným vytvořením klasifikačního pravidla pro zařazení nových objektů. Vstupními daty je matice frekvencí pixelů příslušných k 11 shlukům. Pro tuto část analýzy budou vybráni jen jedinci odchycení v době rozmnožování (květen–červen), kdy jsou rozdíly mezi formami nejvýraznější. Pro každou kategorii (adultní samci, adultní samice, subadulti, juvenilové) budou výpočty probíhat odděleně.

Existuje-li apriorní znalost skupin (zde formy), do kterých se data dělí, je možné využít pro diskriminaci a klasifikaci některou z metod učení s učitelem (supervised learning). Pro začátek ovšem může být užitečné zjistit samotnou existenci rozdílů mezi definovanými skupinami. Vhodným aparátem pro tuto činnost je například mnohorozměrná analýza

rozptylu (MANOVA), která srovnává variabilitu mezi skupinami s variabilitou uvnitř skupin (Janoušová et al., 2015). Nulovou hypotézou je zde rovnost mnohorozměrných průměrů $H_0 = \mu_1 = \mu_2 = \dots = \mu_f$, kde f je počet testovaných skupin.

MANOVA předpokládá normalitu dat, nezávislost pozorovaných hodnot a také homogenitu rozptylů ve všech skupinách (Kassambara, 2017). K ověření normality lze využít některý z mnoha statistických testů (například Shapirův-Wilkův test, Mardiův test, Henzův-Zirklerův test), které v **R** nabízí balíky **MVN** a **mvnormtest** (Kassambara, 2017; Korkmaz et al., 2014; Slawomir, 2012). Je vhodné vyzkoušet více variant a v případě rozdílných výsledků si data vizualizovat (např. qq-plot nebo boxploty) pro snadnější vyhodnocení normality. Pro testování homogenity rozptylů se dá využít Boxův M test, který je implementován v knihovně **biotools** (Da Silva et al., 2017).

Při nesplnění těchto předpokladů můžeme sáhnout po neparametrické variantě analýzy rozptylu. Anderson (2001) představil metodu neparametrické MANOVY (popsána v následujících odstavcích), jejíž testová statistika F je mnohorozměrnou analogií k Fisherově F statistice a je vypočítána přímo z libovolné matice vzdáleností.

McArdle a Anderson (2001) ukázali, že vyjádření variability v datech je možné přímo z matice vzdáleností, a to i při použití semimetrických vzdáleností (např. Bray-Curtis vzdálenost).

Mějme tedy matici vzdáleností mezi objekty. Celková suma čtverců (SS_T , total sum of squares) je

$$SS_T = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N d_{ij}^2, \quad (2.17)$$

kde N je celkový počet pozorovaných objektů v a skupinách a d_{ij} je vzdálenost mezi i -tým a j -tým pozorováním. Podobně reziduální součet čtverců uvnitř skupin je

$$SS_W = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N d_{ij}^2 \varepsilon_{ij}, \quad (2.18)$$

kde n je počet pozorování ve skupině a ε_{ij} nabývá hodnoty 1, je-li i -té a j -té pozorování ve stejné skupině, v opačném případě nabývá hodnoty 0.

Pro skupinový součet čtverců SS_A platí, že $SS_A = SS_T - SS_W$. Pseudo statistika F testující mnohorozměrnou hypotézu je

$$F = \frac{SS_A / (a - 1)}{SS_W / (N - a)}. \quad (2.19)$$

Rozdělení této mnohorozměrné verze F statistiky se od tradiční Fisherovy F statistiky liší a příslušné p -hodnoty tedy nemohou být nalezeny v tabulkách. Rozdělení statistiky za platnosti nulové hypotézy může být získáno pomocí permutací proměnných (Manly, 2007). Platí-li nulová hypotéza, není mezi skupinami rozdíl a jednotlivá pozorování mohou být napříč skupinami promíchána. Pro toto nové uspořádání je vypočítána nová hodnota statistiky F (nazývaná F^π). Hodnoty F^π pro všechny možné permutace datasetu tvoří rozdělení pseudo F statistiky pro konkrétní data za platnosti nulové hypotézy. P -hodnota je pak vypočítána jako

$$p = \frac{\text{počet } F^\pi \geq F}{\text{celkový počet } F^\pi}. \quad (2.20)$$

Přesnost p-hodnoty závisí na počtu provedených permutací. Doporučuje se minimálně 1000 permutací pro testování na hladině $\alpha = 0,05$ a 5000 permutací pro $\alpha = 0,01$ (Manly, 2007). Jediným předpokladem výše popsané metody je zaměnitelnost pozorování za platnosti nulové hypotézy. To znamená, že pozorování by měla být nezávislá a měla by pocházet z podobných rozdělení. V případě rozdílnosti skupin, co se týče jejich velikosti a rozdělení, je třeba dbát zvýšené opatrnosti při interpretaci výsledků Anderson (2001). Tato metoda je implementována ve funkci `adonis` v balíku **vegan**. Indikuje-li výsledek neparametrické MANOVY existenci rozdílu mezi skupinami, je užitečné zjistit, kde přesně tento rozdíl leží a jak se od sebe liší jednotlivé skupiny navzájem. A posteriori testování tohoto typu vede ovšem k problému násobného testování hypotéz, je tedy potřeba adjustovat p-hodnotu pomocí vhodné korekční procedury (např. Bonferroniho korekce, Hochbergova-Hommelova korekce, Benjaminiova-Hochbergova korekce) (Pavlík a Dušek, 2012).

Náhled do samotné struktury dat umožňují vhodné metody grafického znázornění. Například analýza hlavních komponent (PCA), která promítne data do nového systému souřadnic tak, aby maximum rozptylu bylo zastoupeno první hlavní komponentou a maximum rozptylu nekorelovaného s první hlavní komponentou bylo zachyceno na druhé hlavní komponentě, atd. Přestože je PCA užitečná při odhalování latentních proměnných, nebere do úvahy příslušnost objektů ke skupinám (Haruštiaková, 2012). Podobnou metodou, která také hledá lineární kombinace proměnných, které co nejlépe vysvětlují data, a navíc pracuje s apriorní znalostí skupin, je také diskriminační analýza (DA) (Martinez a Kak, 2001). Ta slouží ke klasifikaci (přřazení nového objektu do jedné ze skupin) nebo diskriminaci (určení vlastností jednotlivých skupin). Vstupní matici tvoří objekty charakterizované sadou kvantitativních proměnných (v našem případě frekvence pro jednotlivé shluky) a kategoriální proměnnou určující příslušnost objektu ke skupině (zde formy) (Haruštiaková, 2012).

Jelikož DA patří mezi parametrické metody lineárního modelování, je potřeba zvážit její předpoklady (Büyükoztürk a Çokluk-Bökeoğlu, 2008). Ty se v mnohém shodují s předpoklady již zmíněnými u MANOVA:

- Mnohorozměrná normalita
- Homogenita rozptylu v rámci skupin (homoscedasticita)
- Nezávislost objektů
- Diskriminační proměnné by neměly být korelovány

DA je považována za citlivou k odlehlým hodnotám a k velikosti skupin. Každá skupina by měla obsahovat nejméně dva objekty a počet objektů v nejmenší skupině by měl být větší než počet kvantitativních proměnných. K ostatním předpokladům je DA relativně robustní a jejich lehké porušení by nemělo výstup závažně ovlivnit (Lachenbruch a Goldstein, 1979).

Výsledkem analýzy je jedna nebo více diskriminačních funkcí $d = c + u_1y_1 + u_2y_2 + \dots + u_p y_p$, kde c je konstanta a u_1, \dots, u_p jsou koeficienty diskriminační funkce.

Počet funkcí je $\min(N_g - 1, p)$, kde N_g je počet skupin a p počet prediktorů. První funkce maximalizuje rozdíly mezi skupinami maximalizací vzdáleností mezi skupinovými těžišti (centroidy, průměry). Druhá funkce také maximalizuje rozdíly, nesmí být ovšem korelována s první funkcí. Další funkce se vytvářejí obdobně (Haruštiaková, 2012). Finální kombinace může být dále využita pro klasifikaci nebo pro redukci dimenzí.

Kapitola 3

Výsledky

3.1 Popis dat

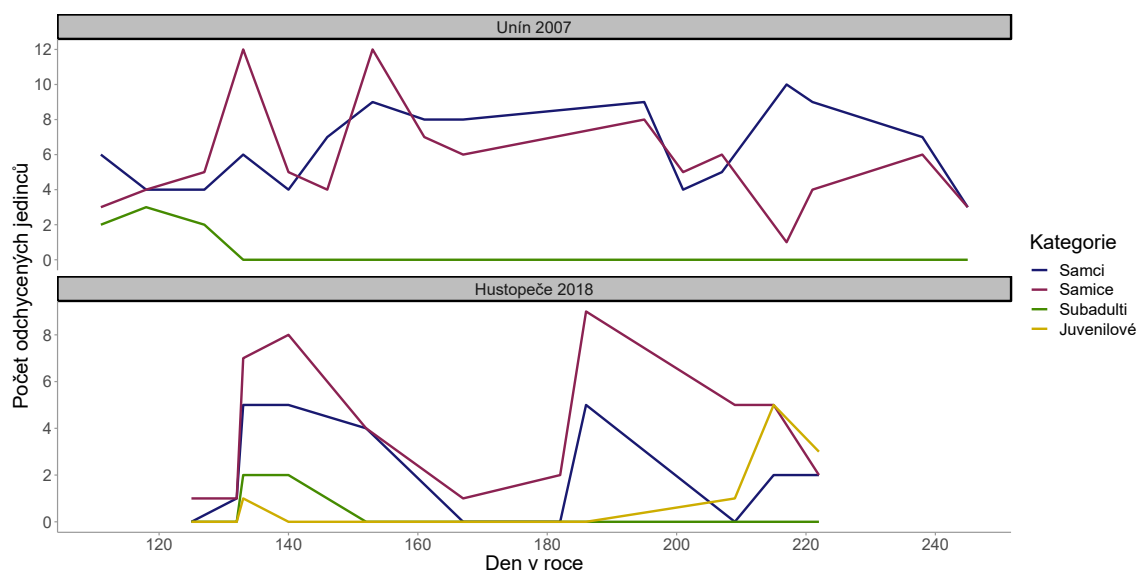
Datový soubor dostupný z lokality v Uníně z roku 2007, který obsahoval celkem 201 odchycených jedinců, byl během roku 2018 rozšířen o dalších 83 jedinců. Celkem byly k dispozici fotky 284 zvířat, z toho 224 unikátních jedinců. Jednotlivé kategorie (adultní samec, adultní samice, subadult, juvenil) i formy byly určovány zkušeným herpetologem na místě odchyty nebo později podle získaných fotografií (záda, břicho, boky). Přesné počty pro jednotlivé lokality, s detailnějším rozdělením dle věku, pohlaví a forem zachycují tabulky 3.1 a 3.2. Obrázek 3.1 dále znázorňuje počty odchycených jedinců v jednotlivých letech dle jednotlivých kategorií. 7 % z celkového počtu tvořili zástupci formy *erythronota* ($N = 20$), 1,8% formy *erythronota punctata* ($N = 5$), 1,8% formy *immaculata* ($N = 5$), 5 % *immaculata bicolor* ($N = 15$), 1 % *immaculata concolor* ($N = 3$), 8,5 % *punctata* ($N = 24$) a 75 % *typica* ($N = 212$). Struktura dat s ohledem na kategorie byla následující: 45 % tvořili adultní samci ($N = 127$, dále jen samci), 48 % adultní samice ($N = 136$, dále jen samice), 4 % subadulti ($N = 11$) a 3 % juvenilní jedinci ($N = 10$).

Kategorie Forma	Samci	Samice	Subadulti	Celkem
<i>erythronota</i>	14	1	3	18
<i>erythronota punctata</i>	0	0	1	1
<i>immaculata</i>	2	2	1	5
<i>immaculata bicolor</i>	11	4	0	15
<i>immaculata concolor</i>	0	0	0	0
<i>punctata</i>	17	6	1	24
<i>typica</i>	66	71	1	138
Celkem	103	91	7	201

Tabulka 3.1: Přehled odchycených jedinců *Lacerta agilis* v roce 2007 na lokalitě v Uníně.

Kategorie Forma	Samci	Samice	Subadulti	Juvenilové	Celkem
<i>erythronota</i>	0	2	0	0	2
<i>erythronota punctata</i>	0	2	1	1	4
<i>immaculata</i>	0	0	0	0	0
<i>immaculata bicolor</i>	0	0	0	0	0
<i>immaculata concolor</i>	0	3	0	0	3
<i>punctata</i>	0	0	0	0	0
<i>typica</i>	24	38	3	9	74
Celkem	24	45	4	10	83

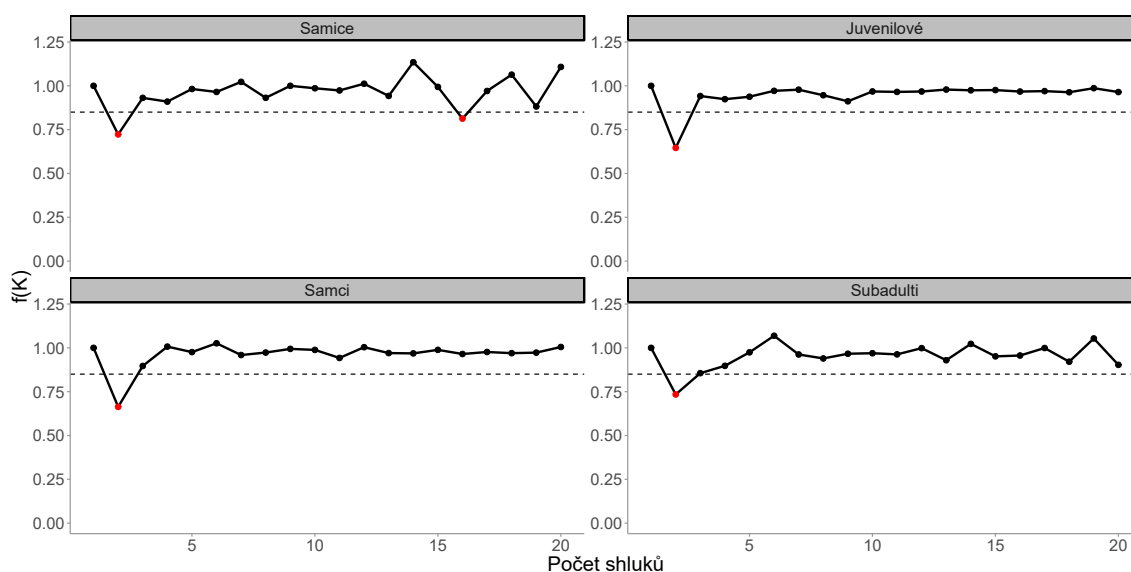
Tabulka 3.2: Přehled odchycených jedinců *Lacerta agilis* v roce 2018 na lokalitě v Hustopečích.



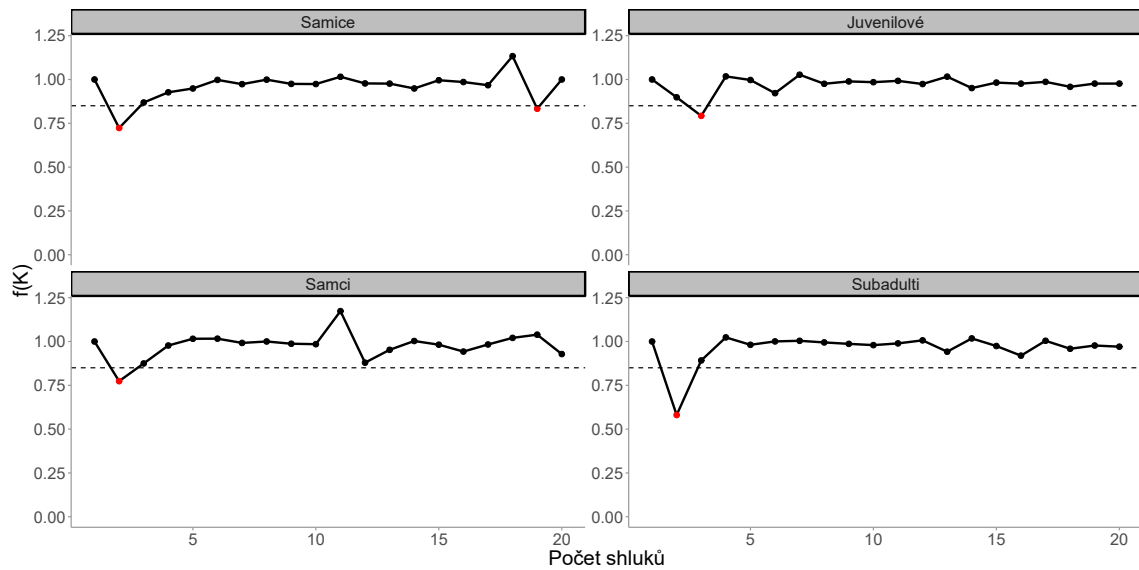
Obrázek 3.1: Počet odchycených jedinců *Lacerta agilis* dle kategorií v letech 2007 a 2018 na lokalitách v Uníně a Hustopečích.

3.2 Výběr k

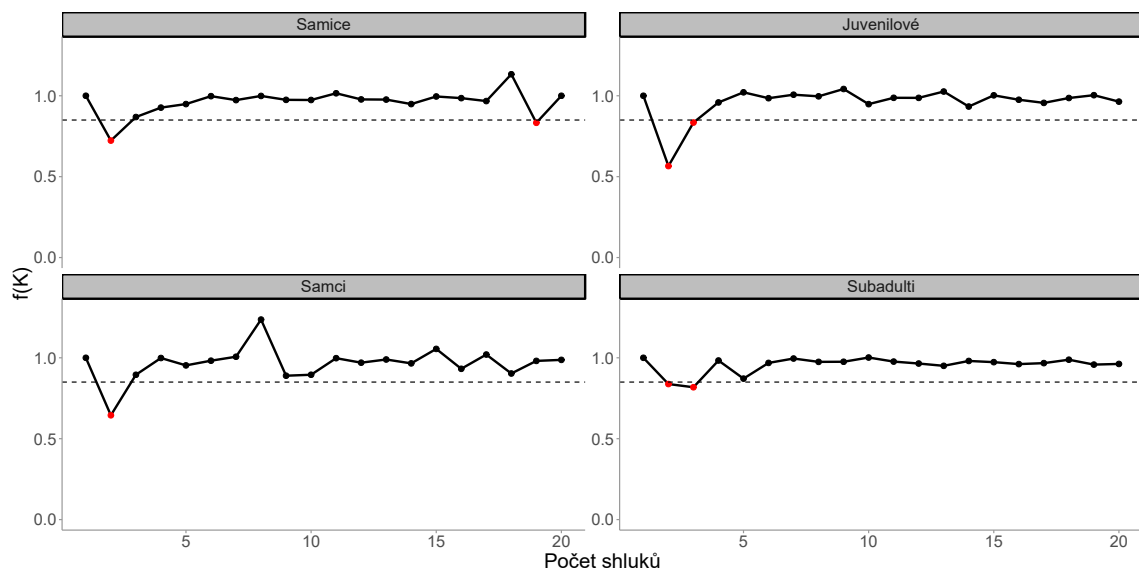
Metoda výběru k , která byla představena na straně 21 v sekci 2.2.1, byla použita pro určení optimálního počtu shluků. Hodnoty funkce $f(k)$ byly určovány pro 20 možných shluků. Výsledky jsou zobrazeny na obrázcích 3.2 až 3.4. U 11 variant kombinací mezi kategorií a fotografovanou částí těla z možných 12 indikoval algoritmus dva shluky jako optimální počet. U samic vyvstaly i varianty s 16 a 19 shluky, u juvenilů se třemi. Dva shluky dominantních barev byly použity pro modelování změny zbarvení ještěrek v průběhu sezóny. Dále byla expertně zvolena i varianta s 11 shluky, jelikož pro rozlišení barevných forem bylo zapotřebí podrobnější dělení do většího počtu shluků.



Obrázek 3.2: Výběr počtu shluků k pro jednotlivé kategorie (samci, samice, subadulti a juvenilové) pro fotografie **zad** z let 2007 a 2018 (lokalita v Uníně a v Hustopečích). Výsledné hodnoty funkce $f(k)$ jsou vykresleny pro počet shluků 1–20. Červeným bodem jsou znázorněny hodnoty pod doporučenou hranicí 0,85 (Pham et al., 2005).



Obrázek 3.3: Výběr počtu shluků k pro jednotlivé kategorie (samci, samice, subadulti a juvenilové) pro fotografie **břich** z let 2007 a 2018 (lokalita v Uníně a v Hustopečích). Výsledné hodnoty funkce $f(k)$ jsou vykresleny pro počet shluků 1–20. Červeným bodem jsou znázorněny hodnoty pod doporučenou hranicí 0,85 (Pham et al., 2005).



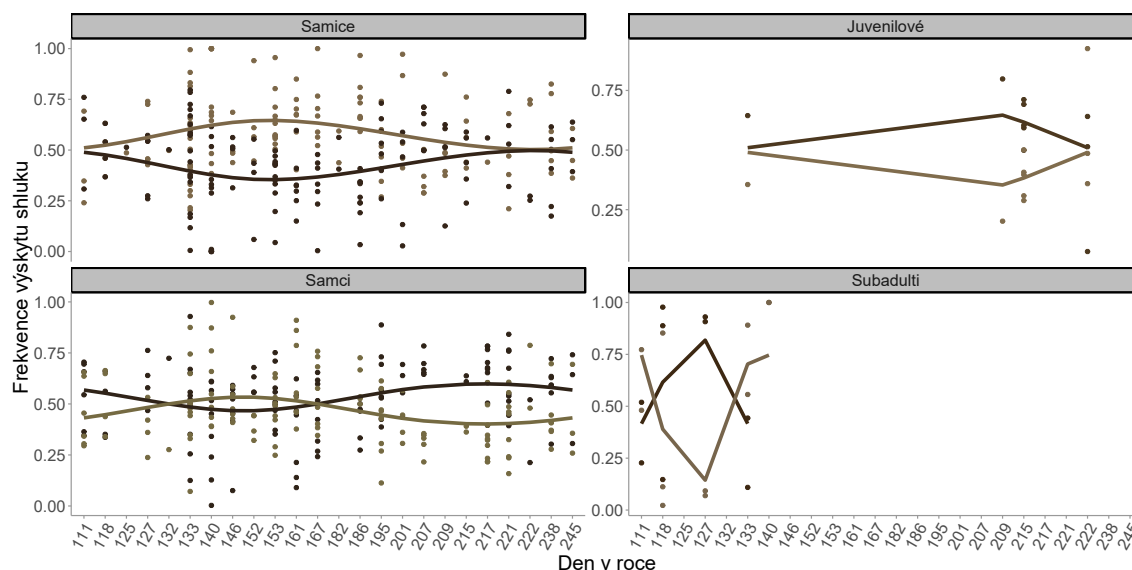
Obrázek 3.4: Výběr počtu shluků k pro jednotlivé kategorie (samci, samice, subadulti a juvenilové) pro fotografie **boků** z let 2007 a 2018 (lokalita v Uníně a v Hustopečích). Výsledné hodnoty funkce $f(k)$ jsou vykresleny pro počet shluků 1–20. Červeným bodem jsou znázorněny hodnoty pod doporučenou hranicí 0,85 (Pham et al., 2005).

3.3 Modelování změny zbarvení v průběhu sezony

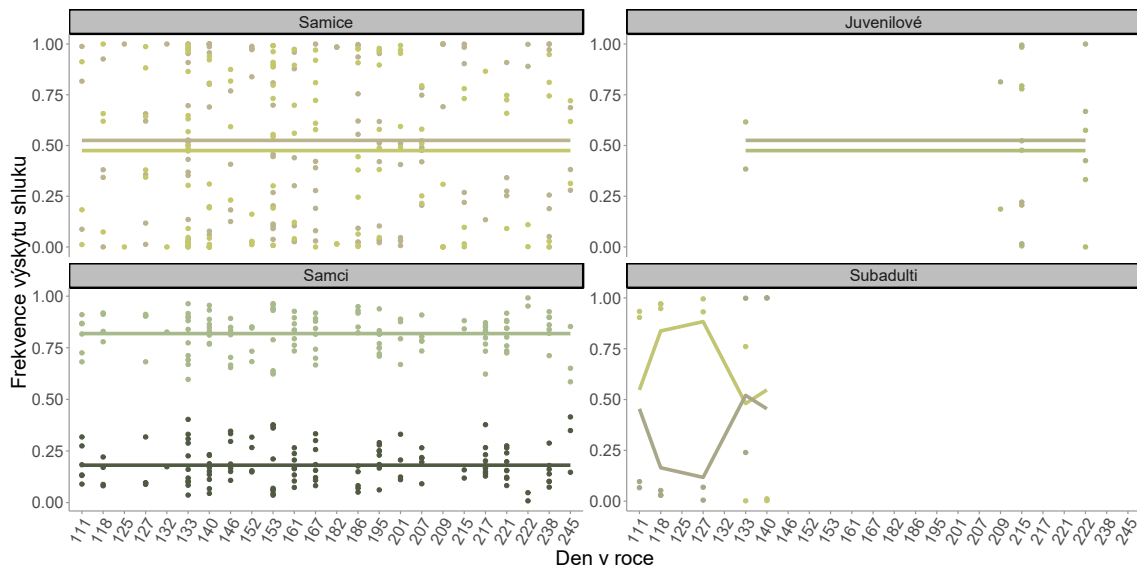
Rozdělení do dvou shluků a frekvence jejich poměrového zastoupení byly použity pro modelování změn zbarvení v průběhu sezony. Pixely jednotlivých fotografií byly metodou k -průměrů rozřazeny do zvoleného počtu shluků. Frekvence zastoupení dvou shluků (získána pomocí 2.11) byla použita pro modelování změny zbarvení v průběhu sezony. Data nejlépe vystihovaly GAM modely se čtyřmi uzly (Obrázky 3.5, 3.6, 3.7).

Na obrázku 3.7 můžeme sledovat změnu zbarvení u samců spojenou s obdobím rozmnožování. Přibližně mezi 130. a 160. dnem v roce (což odpovídá rozmezí půlka května–půlka června) pozorujeme u samců lehkou převahu zeleného zbarvení na bocích. Na zádech (Obrázek 3.5) se zbarvení samců příliš v průběhu roku nemění. Hodnoty světle hnědé i tmavě hnědé jsou v podstatě vyrovnány. Podobné dominantní barvy zad bychom našli i u samic (Obrázek 3.5). V období rozmnožování můžeme pozorovat lehkou převahu světle hnědé zbarvení na dorsální straně, nicméně vzhledem k tomu, že změna zbarvení u samic není dokumentována, jde nejspíše o variabilitu v datech. Vyrovnané rozdělení barev, přestože o něco světlejších, lze pozorovat i u laterální strany samic. Zbarvení ventrální strany zůstává konstantní v průběhu celé sledované sezony. Výsledné dominantní barvy souhlasí s popsaným zbarvením v literatuře (Moravec a Berec, 2015; Dungel a Řehák, 2011). Břicha samic mají smetanovou a žlutobílou barvu, kdežto u samců jsou zbarvena spíše do nazelenalých odstínů.

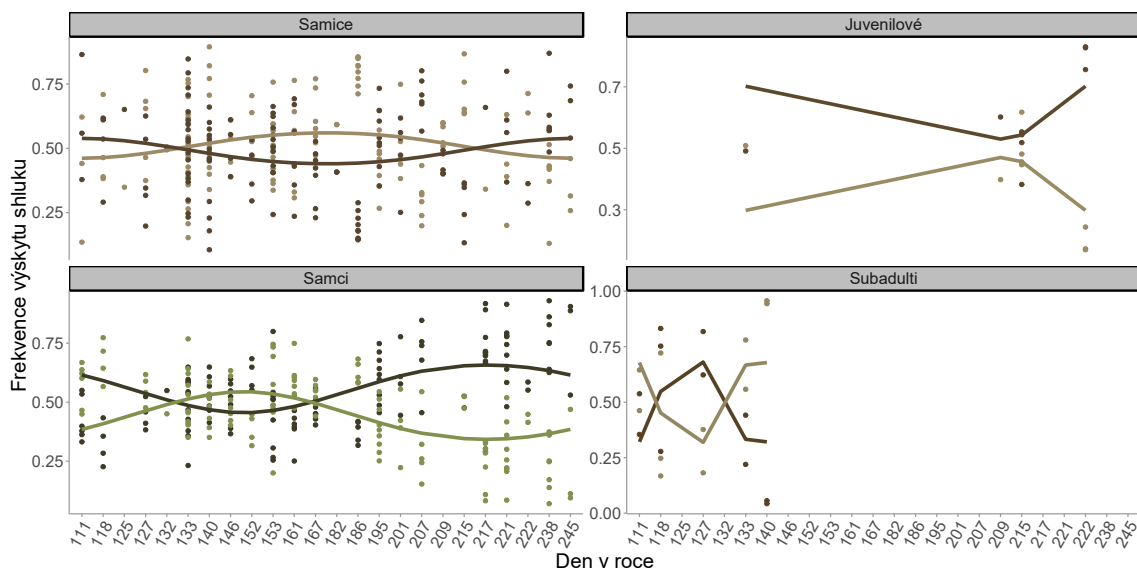
U subadultních a juvenilních jedinců schází dostatek dat pro relevantní posouzení změny zbarvení v sezóně.



Obrázek 3.5: Frekvence výskytů shluků u fotek **zad** jedinců z let 2007 a 2018 (lokalita v Uníně a v Hustopečích). Pixely jednotlivých zvířat byly pomocí shlukové metody k -průměrů rozděleny do dvou shluků. Jednotlivé body jsou obarveny podle centroidu shluku, ke kterému přísluší. Zobrazené křivky znázorňují GAM modely se 4 uzly.



Obrázek 3.6: Frekvence výskytů shluků u fotek **břích** jedinců z let 2007 a 2018 (lokalita v Uníně a v Hustopečích). Pixely jednotlivých zvířat byly pomocí shlukové metody k -průměrů rozděleny do dvou shluků. Jednotlivé body jsou obarveny podle centroidu shluku, ke kterému přísluší. Zobrazené křivky znázorňují GAM modely se 4 uzly.



Obrázek 3.7: Frekvence výskytů shluků u fotek **boků** jedinců z let 2007 a 2018 (lokalita v Uníně a v Hustopečích). Pixely jednotlivých zvířat byly pomocí shlukové metody k -průměrů rozděleny do dvou shluků. Jednotlivé body jsou obarveny podle centroidu shluku, ke kterému přísluší. Zobrazené křivky znázorňují GAM modely se 4 uzly.

3.4 Výpočet rozdílů mezi formami

Pro výpočet rozdílů mezi standardní a minoritními formami byla použita data frekvencí pixelů rozdělených do 11 shluků. Byli vybráni jedinci, kteří byli odchyceni v období rozmnožování, kdy by očekávané rozdíly měly být nejvýraznější (Tab. 3.3). Kvůli nedostatku dat nebyla analýza provedena pro juvenilní jedince.

Kategorie Forma	Samci	Samice	Subadulti	Juvenilové
<i>erythronota</i>	8	2	3	0
<i>erythronota punctata</i>	0	1	2	0
<i>immaculata</i>	0	2	1	0
<i>immaculata bicolor</i>	1	6	0	0
<i>immaculata concolor</i>	0	3	0	0
<i>punctata</i>	9	2	1	0
<i>typica</i>	53	63	4	1
Celkem	71	79	11	1

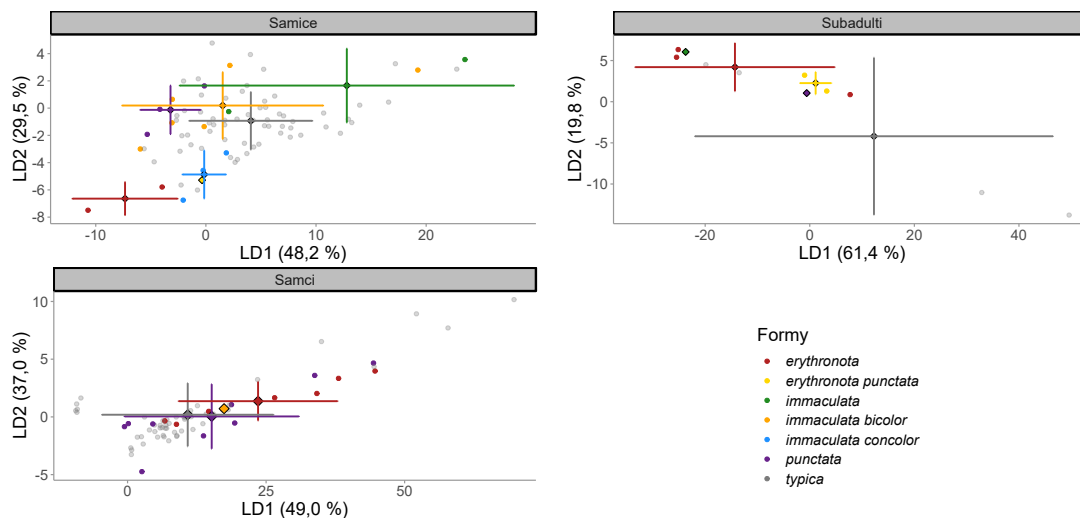
Tabulka 3.3: Počty jedinců odchycených v období rozmnožování (květen–červen) v letech 2007 a 2018.

Vzhledem k tomu, že data nesplňují formální předpoklady mnohorozměrné analýzy rozptylu (mnohorozměrná normalita byla ověřena graficky i pomocí Mardiova testu, rozdílnost rozptylů vyplývá z dat) byla použita její neparametrická varianta tak, jak byla představena v sekci 2.4. Neparametrická MANOVA na euklidovské matici vzdáleností odhalila pro 10000 permutací odlišnosti mezi formami u samičích fotografií dorsální a ventrální strany a u samčích fotografií zad (Tab. 3.4). U těchto skupin bylo provedeno párové porovnání s FDR korekcí p-hodnot. Statisticky významný rozdíl vyšel mezi formami *typica* a *immaculata bicolor* (břicha samic), *typica* a *punctata* a *typica* a *erythronota* (záda samců).

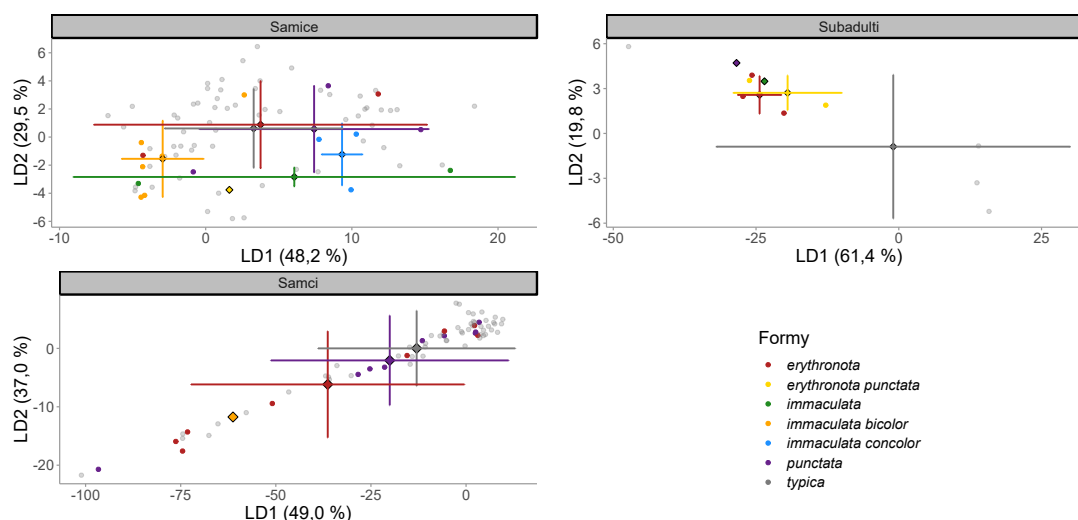
Předpoklady lineární diskriminační analýzy nebyly splněny, a proto následující obrázky 3.8–3.10 slouží spíše pro představu o struktuře dat. Vytvoření klasifikačního nebo diskriminačního pravidla nebylo z výše uvedeného důvodu možné.

Kategorie	Část těla	p-hodnota	Párová porovnání
Samice	záda	0,004	-
	břicho	0,004	<i>typica vs immaculata bicolor</i> (0,013*)
	boky	0,056	-
Samci	záda	0,004	<i>punctata vs typica</i> (0,034*) <i>typica vs erythronota</i> (0,034*)
	břicho	0,409	-
	boky	0,165	-
Subadulti	záda	0,274	-
	břicho	0,072	-
	boky	0,515	-

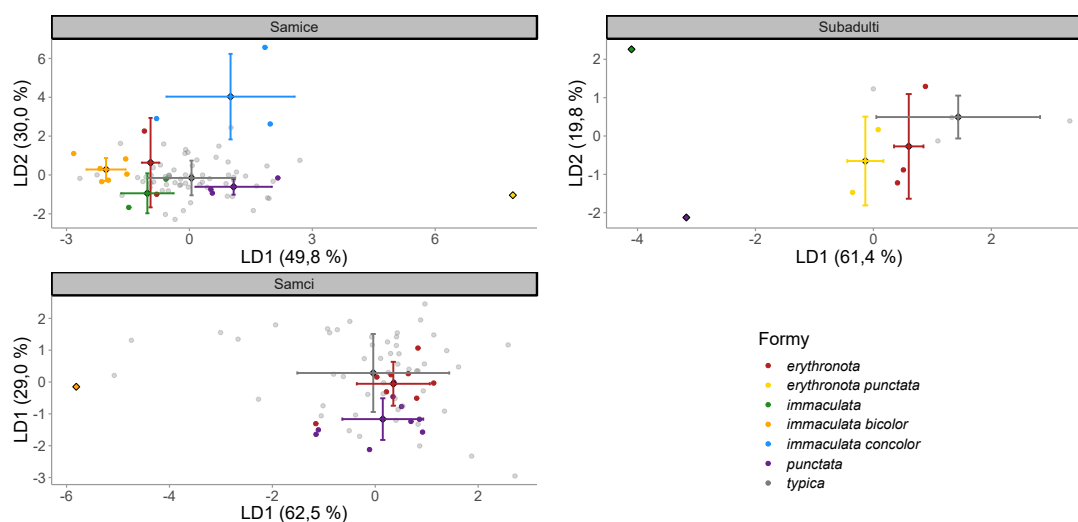
Tabulka 3.4: Výsledné p-hodnoty neparametrické MANOVY. V případě p-hodnoty < 0,05, byla provedena také párová porovnání mezi jednotlivými formami. Pro uvedené dvojice forem jsou zobrazeny p-hodnoty po korekci na mnohonásobné porovnávání (FDR korekce).



Obrázek 3.8: Výsledky lineární diskriminační analýzy pro fotografie **zad** jedinců odchycených v době rozmnožování v Uníně (2007) a Hustopečích (2018) zachycené v prostoru prvních dvou diskriminačních os. Vstupními daty byla matice frekvencí zastoupení 11 shluků určených metodou *k*-průměrů. Procentuální hodnoty udávají vyjádřenou mezi-skupinovou variabilitu. Větší body ve tvaru kosočtverce znázorňují centroidy jednotlivých shluků, úsečky pak zachycují \pm směrodatná odchylka.



Obrázek 3.9: Výsledky lineární diskriminační analýzy pro fotografie **břich** jedinců odchycených v době rozmnožování v Uníně (2007) a Hustopečích (2018) zachycené v prostoru prvních dvou diskriminačních os. Vstupními daty byla matice frekvencí zastoupení 11 shluků určených metodou k -průměrů. Procentuální hodnoty udávají vyjádřenou mezi skupinovou variabilitu. Větší body ve tvaru kosočtverce znázorňují centroidy jednotlivých shluků, úsečky pak zachycují \pm směrodatná odchylna.



Obrázek 3.10: Výsledky lineární diskriminační analýzy pro fotografie **boků** jedinců odchycených v době rozmnožování v Uníně (2007) a Hustopečích (2018) zachycené v prostoru prvních dvou diskriminačních os. Vstupními daty byla matice frekvencí zastoupení 11 shluků určených metodou k -průměrů. Procentuální hodnoty udávají vyjádřenou mezi skupinovou variabilitu. Větší body ve tvaru kosočtverce znázorňují centroidy jednotlivých shluků, úsečky pak zachycují \pm směrodatná odchylna.

Kapitola 4

Diskuse

Ještěrka obecná (*Lacerta agilis*) je jedním z nejvariabilnějších druhů Evropy co se zbarvení a vzoru týče. Nacházíme u ní jak změnu zbarvení samců v průběhu roku, tak mnoho alternativních barevných forem (Olsson, 1993c; Kotenko a Sviridenko, 2010; Nekrasova et al., 2018). Tradičním vysvětlením této variability je potřeba rovnováhy mezi signály určenými ke komunikaci v rámci druhu a maskovacím zbarvením chránícím ještěrku před predátory (Stuart-Fox et al., 2004).

Signalizace jedincům vlastního druhu nabývá na významnosti zejména v období rozmnožování. Na obrázcích 3.5, 3.6, 3.7 bylo ukázáno, že největší změny zbarvení v tomto krátkém období probíhají na bocích samců. Zbarvení na zádech i na břiše zůstává u adultních jedinců po celý rok přibližně stejné, přičemž zbarvení zad koresponduje s kameniným podkladem, na kterém se ještěrka pohybuje. Přibližně mezi 130. a 160. dnem v roce (což odpovídá rozmezí půlka května–půlka června) pozorujeme u samců převahu zeleného zbarvení na bocích.

Dřívější výzkum ukázal, že u nápadněji zbarvených jedinců je riziko predace vyšší (Stuart-Fox et al., 2003; Husak et al., 2006), zvláště pokud je systém vidění predátora přizpůsoben k zachycení komunikačních signálů kořisti (Marshall et al., 2015a).

Tato práce navrhuje, že v rámci antipredační strategie je „rizikové“ zbarvení ještěrky obecné omezeno jak prostorově, tak časově. Hlavní nepřítelé ještěrky obecné (ptáci a malí savci) útočí na svou kořist především shora. Jedinci, kteří lépe splývají s prostředím mají vyšší šanci na přežití. Vhodná kamufláž zad, která jsou vystavena zraku predátorů, je tedy zvýhodňována přirozeným výběrem. Barvoměna pouze v laterální oblasti může vypovídat o úspěšném trade-off principu, kdy signalizace jedincům vlastního druhu zůstává zachována, stejně jako kryptické zbarvení dorsální strany těla sloužící jako ochrana před predátory (Olsson, 1993c).

Podobná taktika kamufláže může být nalezena i u dalších příbuzných rodů. Ještěrka zelená (*Lacerta viridis* (Laurenti, 1768)) má výrazně zbarvené hrdlo (Bajer et al., 2010) podobně jako plazi rodu *Anolis* (Wadman, 2017) a nápadné zbarvení ještěrky živorodé (*Zootoca vivipara* Lichtenstein, 1823) se nachází na části hrdla a ventrální straně těla (Martin et al., 2013).

Podíl jasně zeleného zbarvení boků u samců (tzv. odznaky) kulminuje v první polovině období rozmnožování, kdy signalizace jedincům vlastního druhu nabývá na významnosti. Nástup zeleného zbarvení je relativně rychlý. V přibližně 30 dnech se frekvence jeho

výskytu zvýší z cca 30 % na cca 55 %. Pokles je nicméně pomalejší. Návrat na původní hodnotu trvá přibližně dvakrát tak dlouho. Za výrazné pářící zbarvení může být zodpovědný nárůst hladiny testosteronu u samců (Cox et al., 2008). Olsson a Silverin (1997) ukázali, že u ještěrky obecné je hladina testosteronu nejvyšší na začátku období rozmnožování (začátek května). Tento posun může být vysvětlen dalšími externími podněty, které mohou mít vliv na zbarvení. Výrazně zbarvené odznaky mají svou cenu. Syntéza barviv vyžaduje dostatek potravy a energie (Olsson, 1994a). Nápadné zbarvení si samci mohou dovolit teprve se zvyšující se teplotou prostředí, která zvyšuje pravděpodobnost ulovení potravy a zároveň napomáhá kompenzovat zvýšené riziko predace (s vyšší teplotou jsou reakce ještěrky rychlejší) (Olsson et al., 2013). Aktivita samců je nejvyšší v květnu a v průběhu sezóny dále klesá (Amat et al., 2003). Llorente a Carretero (2000) ukázali, že pro pyrenejskou populaci ještěrky obecné končí spermiogeneze a aktivní vyhledávání páření v půlce června.

U obou pohlaví dochází ke konci léta k tmavnutí zad i boků. Tento trend by mohl být vysvětlen adaptací na rozdílné teploty během aktivní sezóny. Tmavší zbarvení dorsální strany při nízkých teplotách napomáhá absorpci tepla a dovoluje tak jedinci získat vyšší tělesnou teplotu rychleji (Langkilde a Boronow, 2012), což může vést k prodloužení aktivní periody tmavějších jedinců a tak ke zvýšení jejich fitness (Clusella Trullas et al., 2007). Kromě termoregulačního aspektu je třeba vzít do úvahy i vždy přítomnou potřebu maskování. V jarních měsících napomáhá tmavší zbarvení splývat s víceméně odhaleným podkladem, kdežto v podzimních měsících napomáhá kamufláži ve stárnoucí vegetaci a opadaném listí. Se stavem rostlinné pokrývky může souviset i hypotéza, podle které tmavší zbarvení dorsální části chrání jedince před UV zářením (Reguera et al., 2014). Zelené rostliny absorbují díky přítomnosti chlorofylu světlo o krátkých vlnových délkách (Mustafa et al., 2015). V období nízké nebo stárnoucí vegetace mohou sloužit tmavější odstíny jako ochrana před UV zářením, které v příliš vysokém množství způsobuje nižší životaschopnost snůšek, degradaci některých vitamínů a v extrémním případě i rozklad tkání (Ferguson et al., 2002; Adkins et al., 2003; Lahti a Ardia, 2016).

Kromě evolučně „vyladěné“ standardní formy existují také formy minoritní odlišující se zbarvením a vzorem. Přírodním výběrem by měly být tyto fenotypické odchylky odstraňovány, a přesto se výskyt alternativních forem v populacích zdá ustáleným (Lepetz et al., 2009).

Jedním z cílů této práce bylo otestovat, jestli jsou minoritní formy v rámci populace ještěrky obecné statisticky odlišitelné na základě dominantních barev. Výsledky analýzy jak je uvádí tabulka 3.4 byly nejspíše ovlivněny malým datovým souborem. V rámci této metodiky se u fotek zad samců povedlo od standardní formy *typica* odlišit formy *erythronota* a *punctata*. Jedinci formy *erythronota* se vyznačují chybějícím vzorem na zádech a jednobarevným šedohnědým až červenohnědým zbarvením; u formy *punctata* jsou přítomny drobné tmavé skvrny (Kotenko a Sviridenko, 2010). Statisticky významný rozdíl mezi formami *typica* a *immaculata bicolor* pro fotografie břich u samic je nejspíše způsoben absencí typických skvrn a sytější žlutým odstínem, přestože tyto znaky nejsou v literatuře popsány (Kotenko a Sviridenko, 2010). Další formy se od sebe odlišit nepodařilo.

Možností, která by mohla odhalit více statistických rozdílů, by bylo získat více dat pro tuto část analýzy nebo zmenšit počet forem (například sjednocením některých forem dohromady). Také volba k pro metodu k -průměrů nebyla jednoznačná a jiná hodnota by

zřejmě přinesla odlišné výsledky. Data tohoto charakteru by byla vhodná i pro kompoziční analýzu, která nachází významné uplatnění v oblasti geologie, chemie a sekvenace dat.

Vzhledem k tomu, že jednotlivé formy jsou od sebe v definicích odlišeny především variabilitou ve vzoru, zůstává zde otevřená možnost analýzy vzoru spolu se zbarvením (Barbosa et al., 2008; Stoddard a Stevens, 2010; Teasdale et al., 2013).

Barevné varianty různých druhů se mohou kromě zbarvení lišit v morfologii, agresivitě, imunitní odpovědi na přítomnost parazitů, reprodukční strategii apod. (Shine a Harlow, 1998; Galeotti et al., 2010; Pérez i de Lanuza et al., 2012; Galeotti et al., 2013; Friesen et al., 2017). Diskrétní barevné formy jsou často geneticky korelovány s dalšími znaky pod přírodním nebo pohlavním výběrem. Objasnění těchto korelací je nutné k pochopení alternativních životních strategií mezi formami a jejich rolí v populaci.

Pérez i de Lanuza et al. (2012) ve svém dlouhodobém experimentu pozorovali častější homomorfní páření mezi jedinci stejné formy, což vysvětlují snahou o uchování diskrétních forem pomocí pohlavního výběru. Sacchi et al. (2015) ovšem u samic stejného druhu neprokázali vliv zbarvení na výběr kopulačního partnera.

Ljungström et al. (2015) navrhuje, že barevné formy mohou být odpovědí organismů na změny v environmentálních podmínkách jako je třeba oteplování a s tím spojené změny prostředí. McLean et al. (2014) uvádí, že geografická variabilita prostředí ovlivňuje zbarvení forem *Ctenophorus decresii* (A.M.C. Duméril a Bibron, 1837) a podobně Marshall et al. (2015b) ukázali, že barevné varianty *Podarcis erhardii* (Bedriaga, 1882) jsou z hlediska maskování lépe přizpůsobeny lokálnímu prostředí. Galeotti et al. (2003) vysvětlili, že alternativní zbarvení snižující kontrast mezi jedincem a prostředím může znesnadnit predátorům detekci kořisti. Podle Matthews et al. (2018) ovlivňuje frekvence výskytu minoritních forem nejsilněji právě predáční tlak.

Je tedy možné, že tyto minoritní formy mají své výhody, díky kterým se v populacích stále udržují. Výskyt fenotypické variability v populaci může predátorům ztížit učení se rozpoznání kořisti (Karpestam et al., 2016). Tyto minoritní formy mohou být dále lépe přizpůsobeny kamufláži v lokálních podmínkách a čelit tak nižšímu riziku predace nebo mohou být atraktivnější pro opačné pohlaví a tím pádem upřednostňovány pohlavním výběrem (Marshall et al., 2015b; McLean et al., 2014; Pérez i de Lanuza et al., 2012; Teasdale et al., 2013).

Takovéto lokální adaptace mohou vést k divergenci uvnitř druhu, což může směřovat k reprodukční izolaci mezi populacemi a poté i ke speciaci (Marshall et al., 2015b).

Tato práce, podobně jako většina výše uvedených, ovšem z technických důvodů neuvažuje mechanismy vizuálních systémů ještěrek ani jejich predátorů, přestože jejich zrak funguje odlišně od toho lidského (viz sekce 1.1.1). Zůstává zde tedy prostor pro další studie. Použitím známých spektrálních citlivostí příbuzných druhů a/nebo predátorů můžeme získat lepší představu o funkci zbarvení (Fleishman et al., 2011; Pérez i de Lanuza et al., 2010, 2013a; McLean et al., 2014; Marshall et al., 2015a,b) a to nejen v oblasti viditelného světla ale i v UV části spektra, které hraje v životě ještěrek významnou roli (viz sekce 1.1.1).

Bylo by tedy zajímavé zahrnout do úvah informace o zbarvení v UV oblasti spektra. Přestože již existují nástroje pro analýzu hyperspektrálních fotografií i s implementovanou možností převodu do vizuálních systémů jiných živočichů (například Troscianko et al. (2015)), narážíme zde nejen na potřebu finančně náročnějšího vybavení, nýbrž i

na požadavek dlouhodobé konzistence obrazových dat. Právě technické možnosti bránily přesnějšímu prozkoumání souvislostí v této práci. Použitím jednoho standardizovaného fotoaparátu by se otevřela možnost přesnější kalibrace i následné linearizace dat (Stevens, 2007).

Dřívější práce, které se zabývaly zbarvením ještěrek stavěly na subjektivních lidských vjemech barev (a tedy bez zahrnutí UV) (Olsson, 1993c, 1994a,b; Olsson a Madsen, 1995; Martín, 1999; Martín a López, 2001; Husak et al., 2006; Healey et al., 2008) nebo spektrofotometrických měřeních, která přestože měří i v UV spektru, mají stále svá negativa (Stuart-Fox et al., 2003; Pérez i de Lanuza a Font, 2007; Bajer et al., 2010; Pérez i de Lanuza et al., 2010; Olsson et al., 2011c; Pérez i de Lanuza et al., 2012; Molnár et al., 2013; Lanuza a Font, 2014; McLean et al., 2014). Přístupnější a přitom stále korektní kvantitativní analýza fotografií z viditelného a/nebo UV spektra je často využívána při studiu zbarvení organismů napříč biologií od zbarvení květů, přes barevné vzory na křídlech motýlů až po analýzu intenzity zbarvení hrudi primátů (Yoshioka et al., 2005; Bezzerides et al., 2007; Bergman a Beehner, 2008; McGaugh, 2008; Knüttel a Fiedler, 2000; McKay, 2013; Garcia et al., 2014; Luttrell et al., 2015; McDiarmid et al., 2017; Stella et al., 2018).

Zpracováním fotografií ve viditelném i UV spektru se zabývali například Garcia et al. (2013), při studiu australského druhu *Ctenophorus fordi* (Storr, 1965), který se až do té doby jevil jako monomorfní. UV fotografie odhalily dosud kryptický pohlavní dimorfismus. Kamufláž vůči predátorům ovšem zůstává zachována, jelikož dorsální část těla je prosta nápadného zbarvení jak ve viditelné, tak v UV části spektra. Arribas (2012) nabízí přehled 63 druhů z čeledi ještěrkovitých (Lacertidae) s ohledem na jejich odrazivost na UV fotografiích. U většiny jím zmíněných druhů se UV skvrny nacházejí na spodní části hrdla, na břicho nebo na bocích. Jsou-li přítomny UV skvrny i na dorsální části těla, vzor i intenzita napodobuje okolní vegetaci, což přispívá ke kamufláži před predátory.

Závěr

Tato diplomová práce se zabývala variabilitou zbarvení u ještěrky obecné (*Lacerta agilis*) a to jak krátkodobou barvoměnou v období rozmnožování, tak výskytem stabilních barevných aberací. Cílem práce bylo nastudování metod zpracování obrazu s důrazem na porovnání barev z fotografií získaných při terénním sběru dat v jarním a letním období. Tyto fotografie doplnily již existující dataset, na kterém byly následně provedeny kvantifikace rozdílů ve zbarvení ještěrek, porovnány změny zbarvení v průběhu sezóny u standardní formy a vypočítány rozdíly oproti minoritním barevným formám.

V první části byly popsány základní principy vnímání barev, jejich vznik a rizika subjektivní interpretace světla o různých vlnových délkách. Byl vysvětlen význam odrazu a vnímání UV světla v kontextu vnitrodruhové komunikace živočichů a vztahu kořist-predátor. Byla diskutována vhodnost použití lidských barevných systémů pro hodnocení barev primárně určených pro jiný zrakový systém s následným přehledem vybraných barevných modelů, které zachycují lidské vnímání barev. V dalších teoretických kapitolách byly uvedeny možnosti vzniku zbarvení živočichů a byl představen zájmový organismus – ještěrka obecná.

Druhá část práce představila navrženou metodiku pro hodnocení barev volně žijících jedinců pomocí digitální fotografie, bez nutnosti převozu do laboratoře. Byl zde popsán průběh terénního výzkumu včetně primárního zpracování obrazových dat (výběr, standardizace, ořez). Detailněji byl popsán převod z RGB do CIE LAB modelu, který byl zvolen na základě intuitivní reprezentace barev v euklidovském prostoru. K odstranění vlivu rozdílné velikosti a vzoru ještěrek byla použita technika extrakce dominantních barev pomocí nehierarchické shlukovací metody k -průměrů. K modelování změny zbarvení v průběhu sezóny byly použity GAM modely a pro výpočet rozdílů mezi formami byla použita neparametrická mnohorozměrná analýza rozptylu založená na permutacích jednotlivých pozorování. Pro grafické znázornění struktury dat byla použita diskriminační analýza.

V poslední části byly výsledky zhodnoceny v biologickém kontextu. Model změny zbarvení v průběhu sezóny ukázal sezónní variabilitu dat v laterální oblasti u samců, což souhlasí s publikovanými hypotézami o trade-off principu, kdy dochází k vybalancování potřeby komunikace s jedinci vlastního druhu s potřebou antipredačního maskovacího zbarvení. Odlišení alternativně zbarvených forem se podařilo jen částečně. Statisticky významný rozdíl byl nalezen mezi dominantními barvami forem *typica* a *punctata*, *typica* a *erythronota* – pro záda samců; a mezi formami *typica* a *immaculata bicolor* – pro břicha samic. Byly diskutovány limity studie a možné další směry výzkumu (např. zahrnutí UV barev, mapování zrakového systému ještěrek, kompoziční analýza).

V proměnném prostředí je pro organismy fenotypická plasticita důležitá. Je to jeden z mechanismů umožňující držet krok se změnami ekosystémů. Studium zbarvení živoči-

chů může poskytnout cenný náhled na evoluci organismů, schopnosti adaptace a vzájemné vztahy ve společenstvech. Jak bylo ukázáno v této práci, komplexní hodnocení zbarvení celého těla (např. pomocí digitální fotografie) přináší souhrnné informace, které spektrofotometrickým přístupem omezeným velikostí snímané plochy nelze snadno získat. Vylepšení metodiky (zahrnutí analýzy vzoru a UV světla, použití relevantního zrkového systému) a s ní souvisejícího technické vybavení a/nebo dodání informací z genetického výzkumu může vést k detailnějšímu posouzení evolučních otázek a tak k lepšímu pochopení dané problematiky.

Seznam použité literatury

- ADKINS, Elizabeth, Todd DRIGGERS, Gary FERGUSON, et al., 2003. Ultraviolet Light and Reptiles, Amphibians. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery* [online]. **13**(4), 27-37 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.5818/1529-9651.13.4.27. ISSN 1529-9651. Dostupné z: <http://jherpmedsurg.com/doi/10.5818/1529-9651.13.4.27>
- ADLER, Daniel a Duncan MURDOCH, 2018. *Rgl: 3D Visualization Using OpenGL*. Dostupné také z: <https://CRAN.R-project.org/package=rgl>. R package version 0.99.16.
- AMAT, Fèlix, Gustavo A. LLORENTE a Miguel A. CARRETERO, 2003. A preliminary study on thermal ecology, activity times and microhabitat use of *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae) in the Pyrenees. *Folia Zoologica* [online]. **52**(4), 413-422 [cit. 2019-05-08]. Dostupné z: http://www.podarcis.de/AS/Bibliografie/BIB_3158.pdf
- AMO, Luisa, Pilar L-PEZ a José MARTÍN, 2007. Refuge use: A conflict between avoiding predation and losing mass in lizards. *Physiology & Behavior* [online]. **90**(2-3), 334-343 [cit. 2019-05-07]. DOI: 10.1016/j.physbeh.2006.09.035. ISSN 00319384. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S003193840600432X>
- ANDERSON, Marti J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* [online]. **26**(1), 32-46 [cit. 2019-04-10]. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x. ISSN 14429985. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- ANDRES, Claudia, Franziska FRANKE, Christoph BLEIDORN, Detlef BERNHARD a Martin SCHLEGEL, 2014. Phylogenetic analysis of the *Lacerta agilis* subspecies complex. *Systematics and Biodiversity* [online]. **12**(1), 43-54 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1080/14772000.2013.878000. ISSN 1477-2000. Dostupné z: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/14772000.2013.878000>
- ARIKAWA, K. Spectral organization of the eye of a butterfly, *Papilio*. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* [online]. 2003, **189**(11), 791-800 [cit. 2019-01-25]. DOI: 10.1007/s00359-003-0454-7. ISSN 0340-7594. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00359-003-0454-7>
- ARNOLD, Karin a Christa NEUMEYER. Wavelength discrimination in the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Vision Research* [online]. 1987, **27**(9), 1501-1511 [cit. 2019-01-25]. DOI: 10.1016/0042-6989(87)90159-3. ISSN 00426989. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0042698987901593>

- ARRIBAS, Oscar J., 2012. The Ultraviolet Photography of Nature: Techniques, Material and (especially) Lacertini results. *Butll. Soc. Cat. Herp.* [online]. 2012, **20**, 72-114 [cit. 2019-04-24]. Dostupné z: <http://lacerta.de/AS/Bibliografie/BIB`7000.pdf>
- AUTRATA, Rudolf a Jana ČERNÁ, 2006. *Nauka o zraku*. Vyd. 1 - dotisk. Brno: Institut pro další vzdělávání pracovníků ve zdravotnictví. ISBN 8070133627.
- EVERY, R.A. Thermoregulation, metabolism and social behaviour in Lacertidae. BELLAIRS, Angus d'A. a Christopher Barry COX, ed. *Morphology and biology of reptiles*. London: Academic Press, 1976, s. 245-259. Linnean Society symposium series, no. 3. ISBN 978-0120858507.
- BAECKENS, S., R. VAN DAMME a W. E. COOPER. How phylogeny and foraging ecology drive the level of chemosensory exploration in lizards and snakes. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2017, **30**(3), 627-640 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1111/jeb.13032. ISSN 1010061X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/jeb.13032>
- BAJER, Katalin, Orsolya MOLNÁR, János TÖRÖK a Gábor HERCZEG. Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 2010, **64**(12), 2007-2014 [cit. 2019-01-25]. DOI: 10.1007/s00265-010-1012-2. ISSN 0340-5443. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00265-010-1012-2>
- BAJER, K., O. MOLNAR, J. TOROK a G. HERCZEG, 2011. Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biology Letters* [online]. **7**(6), 866-868 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1098/rsbl.2011.0520. ISSN 1744-9561. Dostupné z: <http://rsbl.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsbl.2011.0520>
- BAJER, Katalin, Orsolya MOLNÁR, János TÖRÖK, Gábor HERCZEG a Adam STOW. Temperature, but Not Available Energy, Affects the Expression of a Sexually Selected Ultraviolet (UV) Colour Trait in Male European Green Lizards. *PLoS ONE* [online]. 2012, **7**(3) [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1371/journal.pone.0034359. ISSN 1932-6203. Dostupné z: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0034359>
- BALL, S., T. W. GOODWIN a R. A. MORTON, 1948. Studies on Vitamin A: 5. The preparation of retinene1 - vitamin A aldehyde. *The Biochemical Journal*. **42**(4), 516-523. Dostupné také z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1258771/pdf/biochemj00947-0045.pdf>
- BARBOSA, Alexandra, Lydia M. MÄTHGER, Kendra C. BURESCH, Jennifer KELLY, Charles CHUBB, Chuan-Chin CHIAO a Roger T. HANLON, 2008. Cuttlefish camouflage: The effects of substrate contrast and size in evoking uniform, mottle or disruptive body patterns. *Vision Research* [online]. **48**(10), 1242-1253 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1016/j.visres.2008.02.011. ISSN 00426989. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0042698908001119>

- BARBOUR, Helen R., Michael A. ARCHER, Nathan S. HART, Nicole THOMAS, Sarah A. DUNLOP, Lyn D. BEAZLEY a Julia SHAND, 2002. Retinal characteristics of the ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *The Journal of Comparative Neurology* [online]. **450**(4), 334-344 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1002/cne.10308. ISSN 0021-9967. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1002/cne.10308>
- BAUEROVÁ, Anna. *Juvenilní zbarvení u ještěřů: Review doplněné fylogenetickou analýzou u čeledi Eublepharidae*. Praha, 2012. Bakalářská práce. Karlova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.
- BERGMAN, Thore J. a Jacinta C. BEEHNER. A simple method for measuring colour in wild animals: validation and use on chest patch colour in geladas (*Theropithecus gelada*). *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. 2008, **94**(2), 231-240 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2008.00981.x. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/j.1095-8312.2008.00981.x>
- BENNETT, A. T. D., I. C. CUTHILL a K. J. NORRIS. Sexual Selection and the Mismeasure of Color. *The American Naturalist* [online]. 1994, **144**(5), 848-860 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1086/285711. ISSN 0003-0147. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/285711>
- BENNETT, A.T.D. a I.C. CUTHILL, 1994. Ultraviolet vision in birds: What is its function?. *Vision Research* [online]. **34**(11), 1471-1478 [cit. 2019-02-18]. DOI: 10.1016/0042-6989(94)90149-X. ISSN 00426989. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/004269899490149X>
- BEZZERIDES, Alexander L., Kevin J. MCGRAW, Robert S. PARKER a Jad HUSSEINI, 2007. Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **61**(9), 1401-1408 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1007/s00265-007-0371-9. ISSN 0340-5443. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00265-007-0371-9>
- BLAHOVSKÝ, Lukáš, 2015. *Oceňování v neživotním pojištění: porovnání GLM a GAM*. Brno. Diplomová práce. Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Ústav matematiky a statistiky. Vedoucí práce Doc. RNDr. Martin Kolář, Ph.D.
- BOUGHEN, Nicholas, 2003. *LightWave 3D 7.5 lighting*. Plano, Tex.: Wordware Pub. ISBN 1556223544.
- BOWMAKER, James K. Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye* [online]. 1998, **12**(3), 541-547 [cit. 2019-01-24]. DOI: 10.1038/eye.1998.143. ISSN 0950-222X. Dostupné z: <http://www.nature.com/articles/eye1998143>
- BUTLER, Ann B. a William HODOS. *Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation*. 2nd ed. Hoboken, N.J.: Wiley-Interscience, 2005. ISBN 978-0-471-21005-4.

- BÜYÜKÖZTÜRK, Şener a Ömay ÇOKLUK-BÖKEOĞLU, 2008. Discriminant Function Analysis: Concept and Application. *Eurasian Journal of Educational Research* [online]. (33), 73-92 [cit. 2019-04-02]. Dostupné z: <https://pdfs.semanticscholar.org/76b1/c725b926d91db6eb52e83ab1596e6eb115ca.pdf>
- CASTILLA, Aurora M., Raoul van DAMME a Dirk BAUWENS, 1999. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica* [online]. Zagreb, **8**(3), 253—274 [cit. 2019-02-13]. ISSN 1330-0520. Dostupné z: <http://podarcis.eu/AS/Bibliografie/BIB`5322.pdf>
- CAVANAUGH, Timothy J., 2008. *Applications of Spectrophotometry for Paleoclimate Interpretations from Lacustrine Sediment Records: Unpublished senior thesis* [online]. Vermont [cit. 2019-02-06]. Dostupné z: <https://www.researchgate.net/publication/267820640`Applications`of`Spectrophotometry`for`Paleoclimate`Interpretations`from`Lacustrine`Sediment`Records>. Senior thesis. Middlebury College, Department of Geology.
- CHIAO, Chuan-Chin, Charles CHUBB, Kendra BURESCH, Liese SIEMANN a Roger T. HANLON, 2009. The scaling effects of substrate texture on camouflage patterning in cuttlefish. *Vision Research* [online]. **49**(13), 1647-1656 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1016/j.visres.2009.04.002. ISSN 00426989. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0042698909001308>
- CHOW, Jo-fai, 2013. Towards (Yet) Another R Colour Palette Generator.: Step One: Quentin Tarantino. In: *Blend it like a Bayesian!* [online]. UK, 27.5.2014 [cit. 2019-02-07]. Dostupné z: <http://blenditbayes.blogspot.com/2014/05/towards-yet-another-r-colour-palette.html>
- CIExy 1931 sRGB gamut, In: *Wikimedia Commons* [online]. Wikimedia Commons, the free media repository, 2016 [cit. 2019-02-19]. Dostupné z: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=File:CIExy1931`srgb`gamut.png&oldid=225521955>
- CIE1931xy blank.svg, In: *Wikimedia Commons* [online]. Wikimedia Commons, the free media repository, 2016 [cit. 2019-02-19]. Dostupné z: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=File:CIE1931xy`blank.svg&oldid=225521982>
- CLUSELLA TRULLAS, Susana, Johannes H. VAN WYK a James R. SPOTILA, 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* [online]. **32**(5), 235-245 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2007.01.013. ISSN 03064565. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456507000319>
- Compatibility with Color Systems and Names, 2019. In: *Color & Style* [online]. Hamburg, Germany: Kolibri Image [cit. 2019-02-06]. Dostupné z: <https://en.color-style.com/compatibility/>
- COSTANTINI, David, Emiliano BRUNER, Alberto FANFANI a Giacomo DELL-OMO, 2007. Male-biased predation of western green lizards by Eurasian kestrels. *Naturwissenschaften* [online]. **94**(12), 1015-1020 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1007/s00114-007-

- 0284-5. ISSN 0028-1042. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00114-007-0284-5>
- COX, Robert M., Viktoriya ZILBERMAN a Henry B. JOHN-ALDER, 2008. Testosterone stimulates the expression of a social color signal in Yarrow's Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovii*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* [online]. **309A**(9), 505-514 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.1002/jez.481. ISSN 19325223. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1002/jez.481>
- CRONIN, Thomas W. a N. Justin MARSHALL. A retina with at least ten spectral types of photoreceptors in a mantis shrimp. *Nature* [online]. 1989, **339**(6220), 137-140 [cit. 2019-01-25]. DOI: 10.1038/339137a0. ISSN 0028-0836. Dostupné z: <http://www.nature.com/articles/339137a0>
- CRONIN, Thomas W. a Michael J. BOK, 2016. Photoreception and vision in the ultraviolet. *The Journal of Experimental Biology* [online]. **219**(18), 2790-2801 [cit. 2019-02-18]. DOI: 10.1242/jeb.128769. ISSN 0022-0949. Dostupné z: <http://jeb.biologists.org/lookup/doi/10.1242/jeb.128769>
- ČIHAŘ, Jiří. *Amphibians and reptiles: A Magna Field Guide*. Wigston, England: Magna books, 1994, 192 s. ISBN 1-85422-788-2.
- CUTHILL, Innes C., Julian C. PARTRIDGE, Andrew T.D. BENNETT, Stuart C. CHURCH, Nathan S. HART a Sarah HUNT. Ultraviolet Vision in Birds. SLATER, Peter J.B., Jay S. ROSENBLATT, Charles T. SNOWDON a Timothy J. ROPER, ed. *Advances in the Study of Behavior* [online]. 29. Elsevier, 2000, 2000, s. 159-214. *Advances in the Study of Behavior*. DOI: 10.1016/S0065-3454(08)60105-9. ISBN 978-0-12-004529-7. Dostupné také z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065345408601059>
- DA SILVA, A. R., G. MALAFAIA a I. P. P. DE MENEZES, 2017. Biotools: an R function to predict spatial gene diversity via an individual-based approach. *Genetics and Molecular Research*. **16**.
- DINNAGE, Russel, 2014. Colourful Ecology Part 1: Selecting colours for scientific figures from an image using community ecology methods. In: *MetaEvoPhyloEcoOmic*s [online]. Australia, 3.6.2014 [cit. 2019-02-07]. Dostupné z: <https://www.r-bloggers.com/colourful-ecology-part-1-selecting-colours-for-scientific-figures-from-an-image-using-community-ecology-methods/>
- DITMARS, Raymond Lee. *Reptiles of the world: the crocodylians, lizards, snakes, turtles and tortoises of the eastern and western hemispheres*. New rev. ed. New York: The Macmillan company, 1933, 586 s. ISBN 0025316702.
- DOWLE, Matt a Arun SRINIVASAN, 2018. *Data.table: Extension of data.frame*. Dostupné také z: <https://CRAN.R-project.org/package=data.table>. R package version 1.11.8.
- DOWNES, Sharon, 2001. Trading heat and food for safety: Costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology* [online]. **82**(10), 2870-2881 [cit. 2019-05-07]. DOI:

- 10.1890/0012-9658(2001)082[2870:THAFFS]2.0.CO;2. ISSN 0012-9658. Dostupné z: [http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2870:THAFFS\]2.0.CO;2](http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9658(2001)082[2870:THAFFS]2.0.CO;2)
- DUNGEL, Jan a Zdeněk ŘEHÁK. *Atlas ryb, obojživelníků a plazů České a Slovenské republiky*. Vyd. 2. Praha: Academia, 2011. Atlas (Academia). ISBN 978-80-200-1979-0.
- DUNHAM, Arthur E., Peter J. MORIN a Henry M. WILBUR, 1988. Methods for the study of reptile populations. GANS, Carl a Raymond B. HUEY. *Biology of the Reptilia: Ecology B*. 16. New York: Alan R. Liss, s. 330-386. ISBN 978-0845144022.
- ENDLER, John A. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. 1990, **41**(4), 315-352 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1990.tb00839.x. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/j.1095-8312.1990.tb00839.x>
- FERGUSON, Gary W., W.H. GEHRMANN, T.C. CHEN, E.S. DIERENFELD a M.F. HOLICK, 2002. Effects of Artificial Ultraviolet Light Exposure on Reproductive Success of the Female Panther Chameleon (*Furcifer pardalis*) in Captivity. *Zoo Biology* [online]. **21**(6), 525-537 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.1002/zoo.10054. ISSN 0733-3188. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1002/zoo.10054>
- FLEISHMAN, L. J., E. R. LOEW a M. J. WHITING. High sensitivity to short wavelengths in a lizard and implications for understanding the evolution of visual systems in lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2011, **278**(1720), 2891-2899 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1098/rspb.2011.0118. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2011.0118>
- FRIESEN, Christopher R., Rasmus JOHANSSON a Mats OLSSON, 2017. Morph-specific metabolic rate and the timing of reproductive senescence in a color polymorphic dragon. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* [online]. **327**(7), 433-443 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1002/jez.2118. ISSN 24715638. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1002/jez.2118>
- GALEOTTI, P., D. RUBOLINI, P. O. DUNN a M. FASOLA, 2003. Colour polymorphism in birds: causes and functions. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **16**(4), 635-646 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2003.00569.x. ISSN 1010-061X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1420-9101.2003.00569.x>
- GALEOTTI, Paolo, Daniele PELLITTERI-ROSA, Roberto SACCHI, Augusto GENTILLI, Fabio PUPIN, Diego RUBOLINI a Mauro FASOLA, 2010. Sex-, morph- and size-specific susceptibility to stress measured by haematological variables in captive common wall lizard *Podarcis muralis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [online]. **157**(4), 354-363 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1016/j.cbpa.2010.08.005. ISSN 10956433. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1095643310004484>

- GALEOTTI, Paolo, Roberto SACCHI, Daniele PELLITTERI-ROSA, Adriana BELLATI, Walter COCCA, Augusto GENTILLI, Stefano SCALI a Mauro FASOLA, 2013. Colour Polymorphism and Alternative Breeding Strategies: Effects of Parent-s Colour Morph on Fitness Traits in the Common Wall Lizard. *Evolutionary Biology* [online]. **40**(3), 385-394 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1007/s11692-012-9222-3. ISSN 0071-3260. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s11692-012-9222-3>
- GANS, Carl a David CREWS. *Biology of the reptilia: Hormones, Brain, and Behavior*. vol. 18. Chicago and London: University of Chicago Press, 1992, 564 s. ISBN 9780226281247. Dostupné také z: <http://carlgans.org/bor-view/?borv=18&borp=4>
- GARCIA, J. E., D. ROHR a A. G. DYER, 2013. Trade-off between camouflage and sexual dimorphism revealed by UV digital imaging: the case of Australian Mallee dragons (*Ctenophorus fordii*). *Journal of Experimental Biology* [online]. **216**(22), 4290-4298 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1242/jeb.094045. ISSN 0022-0949. Dostupné z: <http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.094045>
- GARCIA, Jair E., Andrew D. GREENTREE, Mani SHRESTHA, Alan DORIN, Adrian G. DYER a Daniel OSORIO, 2014. Flower Colours through the Lens: Quantitative Measurement with Visible and Ultraviolet Digital Photography. *PLoS ONE* [online]. **9**(5) [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1371/journal.pone.0096646. ISSN 1932-6203. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0096646>
- GULLBERG, A., M. OLSSON a H. TEGELSTROM. Male mating success, reproductive success and multiple paternity in a natural population of sand lizards: behavioural and molecular genetics data. *Molecular Ecology* [online]. 1997, **6**(2), 105-112 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1046/j.1365-294X.1997.t01-1-00156.x. ISSN 0962-1083. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-294X.1997.t01-1-00156.x>
- GVOŽDÍK, Lumír a Milan BOUKAL. Sexual dimorphism and intersexual niche overlap in the sand lizard, *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zoologica Praha*. 1998, **47**(3), 189-165.
- GVOŽDÍK, Lumír, 1999. Colour polymorphism in a population of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zoologica* [online]. **48**(2), 131-136 [cit. 2019-04-28]. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/216656991_Colour_polymorphism_in_a_population_of_the_common_lizard_Zootoca_vivipara_Squamata_Lacertidae
- HARUŠTIAKOVÁ, Danka, 2012. *Vícerozměrné statistické metody v biologii*. Brno: Akademické nakladatelství CERM. ISBN 9788072047918.
- HASTIE, Trevor a Robert TIBSHIRANI, 1990. *Generalized additive models*. New York: Chapman and Hall. ISBN 978-0-412-34390-2.
- HEALEY, Mo, Tobias ULLER a Mats OLSSON, 2008. Variety is the Spice of Life: Female Lizards Choose to Associate with Colour-Polymorphic Male Dyads. *Ethology* [online]. **114**(3), 231-237 [cit. 2019-04-25]. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2007.01469.x. ISSN 0179-1613. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1439-0310.2007.01469.x>

- HELTAI, Botond, Péter SÁLY, Dániel KOVÁCS a István KISS, 2015. Niche segregation of sand lizard (*Lacerta agilis*) and green lizard (*Lacerta viridis*) in an urban semi-natural habitat. *Amphibia-Reptilia* [online]. **36**(4), 389-399 [cit. 2019-02-18]. DOI: 10.1163/15685381-00003018. ISSN 0173-5373. Dostupné z: <https://brill.com/view/journals/amre/36/4/article-p389`6.xml>
- HILL, Geoffrey E. *A red bird in a brown bag: the function and evolution of colorful plumage in the House Finch*. New York: Oxford University Press, 2002, 332 s. ISBN 9780195148480.
- HILL, Geoffrey E. a Kevin J. MCGRAW. *Bird coloration: Mechanisms and Measurements*. 1. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 2006, 640 s. ISBN 0674021762.
- HOFFMANN, Gernot, 2013. CIE Lab Color Space. In: *Gernot Hoffmann in Emden* [online]. Emden [cit. 2019-01-20]. Dostupné z: <http://docs-hoffmann.de/cielab03022003.pdf>
- HONKAVAARA, Johanna, Minna KOIVULA, Erkki KORPIMAKI, Heli SIITARI a Jussi VIITALA, 2002. Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos* [online]. **98**(3), 505-511 [cit. 2019-02-18]. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.980315.x. ISSN 0030-1299. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1034/j.1600-0706.2002.980315.x>
- HUEY, Raymond B. a Montgomery SLATKIN, 1976. Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* [online]. **51**(3), 363-384 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.1086/409470. ISSN 0033-5770. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/409470>
- HURDÁLKOVÁ, Karolína, 2018. *Zobecněné aditivní modely a flexibilní regrese pro analýzu přežití*. Brno. Diplomová práce. Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Ústav matematiky a statistiky. Vedoucí práce Mgr. David Kraus, Ph.D.
- HUSAK, Jerry F., Joseph M. MACEDONIA, Stanley F. FOX a Richard C. SAUCEDA, 2006. Predation Cost of Conspicuous Male Coloration in Collared Lizards (*Crotaphytus collaris*): An Experimental Test Using Clay-Covered Model Lizards. *Ethology* [online]. **112**(6), 572-580 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2005.01189.x. ISSN 0179-1613. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1439-0310.2005.01189.x>
- HUYGHE, K., B. VANHOOYDONCK, A. HERREL, Z. TADIC a R. VAN DAMME, 2007. Morphology, performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology* [online]. **47**(2), 211-220 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1093/icb/icm043. ISSN 1540-7063. Dostupné z: <https://academic.oup.com/icb/article-lookup/doi/10.1093/icb/icm043>
- IBRAHEEM, Noor A., Mokhtar M. HASAN, Rafiqul Z. KHAN a Pramod K. MISHRA, 2012. Understanding Color Models: A Review. *ARPN Journal of Science and Technology* [online]. **2**(3), 265-275 [cit. 2019-02-26]. ISSN 2225-7217. Dostupné z: <http://www.haralick.org/DV/understanding`color`models.pdf>
- JACOBS, Gerald H. *Comparative Color Vision*. New York: Academic Press, 1981, 218 s. ISBN 978-0-12-378520-6.

- JABLONSKI, Daniel, Daniel GRU'LA a Jana CHRISOPHORYOVÁ. Unusual colour and pattern variation of *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae) recorded from Central Europe. *Biharean Biologist*. 2017, **11**(2), 126-128.
- JANOUSHOVÁ, Eva, Jiří HOLČÍK, Danka HARUŠTIAKOVÁ, Simona LITTNEROVÁ a Jiří JARKOVSKÝ, 2015. Analýza rozptylu pro vícerozměrná data. HOLČÍK, Jiří a Martin KOMENDA. *Matematická biologie: e-learningová učebnice* [online]. Brno, Masarykova univerzita [cit. 2019-04-02]. ISBN 978-80-210-8095-9. Dostupné z: <http://portal.matematickabiologie.cz/>
- JONES, Kelvyn a Simon ALMOND, 1992. Moving out of the Linear Rut: The Possibilities of Generalized Additive Models. *Transactions of the Institute of British Geographers* [online]. **17**(4), 434-447 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.2307/622709. ISSN 00202754. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/622709?origin=crossref>
- KARDONG, Kenneth V. *Vertebrates : comparative anatomy, function, evolution*. 7. New York: McGraw-Hill Education, 2015, 795 s. ISBN 9780078023026.
- KARPESTAM, Einat, Sami MERILAITA a Anders FORSMAN, 2016. Colour Polymorphism Protects Prey Individuals and Populations Against Predation. *Scientific Reports* [online]. **6**(1) [cit. 2019-05-07]. DOI: 10.1038/srep22122. ISSN 2045-2322. Dostupné z: <http://www.nature.com/articles/srep22122>
- KASSAMBARA, Alboukadel, 2017. MANOVA Test in R: Multivariate Analysis of Variance. In: *STHDA* [online]. France [cit. 2019-04-02]. Dostupné z: <http://www.sthda.com/english/wiki/manova-test-in-r-multivariate-analysis-of-variance>
- KASSAMBARA, Alboukadel, Determining The Optimal Number Of Clusters: 3 Must Know Methods. In: *Datanovia* [online]. Montpellier, 2018 [cit. 2019-02-15]. Dostupné z: <https://www.datanovia.com/en/lessons/determining-the-optimal-number-of-clusters-3-must-know-methods/>
- KENDAL, Dave, Cindy E. HAUSER, Georgia E. GARRARD, Sacha JELLINEK, Katherine M. GILJOHANN, Joslin L. MOORE a Luis M MARTINEZ, 2013. Quantifying Plant Colour and Colour Difference as Perceived by Humans Using Digital Images. *PLoS ONE* [online]. **8**(8) [cit. 2019-02-07]. DOI: 10.1371/journal.pone.0072296. ISSN 1932-6203. Dostupné z: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0072296>
- KIM, Jung-Woong, Hyun-Jin YANG, Adam Phillip OEL, et al. Recruitment of Rod Photoreceptors from Short-Wavelength-Sensitive Cones during the Evolution of Nocturnal Vision in Mammals. *Developmental Cell* [online]. 2016, **37**(6), 520-532 [cit. 2019-01-24]. DOI: 10.1016/j.devcel.2016.05.023. ISSN 15345807. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1534580716303367>
- KIM, Jung-Woong, Hyun-Jin YANG, Adam Phillip OEL, et al., 2016. Recruitment of Rod Photoreceptors from Short-Wavelength-Sensitive Cones during the Evolution of Nocturnal Vision in Mammals. *Developmental Cell* [online]. **37**(6), 520-532 [cit. 2019-01-24]. DOI: 10.1016/j.devcel.2016.05.023. ISSN 15345807. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1534580716303367>

- KNÜTTTEL, Helge a Konrad FIEDLER, 2000. On the use of UV photography and UV wing patterns in butterfly morphology and taxonomy. *Journal of the Lepidopterists' Society* [online]. **54**(4), 137-144 [cit. 2019-04-24]. Dostupné z: <https://epub.uni-regensburg.de/2081/2/J'Lep'Soc'1998'OCR.pdf>
- KOLÁČEK, Jan, 2015. Statistické modelování. In: HOLČÍK, Jiří a Martin KOMENDA. *Matematická biologie: e-learningová učebnice* [online]. Brno: Masarykova univerzita, 165 s [cit. 2019-05-03]. ISBN 978-80-210-8095-9. Dostupné z: <http://portal.matematickabiologie.cz/index.php?pg=analyza-a-hodnoceni-biologickyh-dat--statisticke-modelovani>
- KORKMAZ, Selcuk, Dincer GOKSULUK a Gokmen ZARARSIZ, 2014. MVN: An R Package for Assessing Multivariate Normality. *The R Journal* [online]. **6**(2), 151-162 [cit. 2019-04-02]. Dostupné z: <https://journal.r-project.org/archive/2014-2/korkmaz-goksuluk-zararsiz.pdf>
- KOTENKO, T.I. a H.Y. SVIRIDENKO. Variability of coloration and pattern of the Sand Lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae): Methodic aspects. *Vestnik Zoologii*. 2010, **44**(2), 137-162.
- KURANOVA, Valentina Nikolaevna, S. V. PATRAKOV, Nina BULAKHOVA a O. A. KRECHETOVA, 2005. The study of the ecological niche segregation for sympatric species of lizards *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara*. In: ANANJEVA, Natalia a Olga TSINENKO. *Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica August 12 — 16, 2003*, [online]. Saint-Petersburg: SEH, s. 171-175 [cit. 2019-02-18]. ISBN 5-93881-044-2. ISSN 1026-2296. Dostupné z: <http://gallotia.de/AS/Bibliografie/BIB'5285.pdf>
- LAHTI, David C. a Daniel R. ARDIA, 2016. Shedding Light on Bird Egg Color: Pigment as Parasol and the Dark Car Effect. *The American Naturalist* [online]. **187**(5), 547-563 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.1086/685780. ISSN 0003-0147. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/685780>
- LACHENBRUCH, P. A. a M. GOLDSTEIN, 1979. Discriminant Analysis. *Biometrics* [online]. **35**(1), 69-85 [cit. 2019-04-02]. DOI: 10.2307/2529937. ISSN 0006341X. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2529937?origin=crossref>
- LAND, Michael F. a Dan-Eric NILSSON. *Animal eyes*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 2012. Oxford animal biology series. ISBN 978-0-19-958114-6.
- LANDA, Edward R. a Mark D. FAIRCHILD, 2005. Charting Color from the Eye of the Beholder: A century ago, artist Albert Henry Munsell quantified colors based on how they appear to people; specializations of his system are still in wide scientific use. *American Scientist* [online]. **93**(5), 436-443 [cit. 2019-02-26]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/27858643>
- LANGKILDE, Tracy a Katherine E. BORONOW, 2012. Hot Boys Are Blue: Temperature-Dependent Color Change in Male Eastern Fence Lizards. *Journal of Herpetology* [on-

- line]. **46**(4), 461-465 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.1670/11-292. ISSN 0022-1511. Dostupné z: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1670/11-292>
- LEIFER, Charles, 2009. Using python and k-means to find the dominant colors in images. In: *Charlesleifer* [online]. US, 23.10.2012 [cit. 2019-02-07]. Dostupné z: <http://charlesleifer.com/blog/using-python-and-k-means-to-find-the-dominant-colors-in-images/>
- LEPETZ, Virginie, Manuel MASSOT, Alexis S. CHAINE a Jean CLOBERT, 2009. Climate warming and the evolution of morphotypes in a reptile. *Global Change Biology* [online]. **15**(2), 454-466 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01761.x. ISSN 13541013. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2008.01761.x>
- LEBAS, Natasha R. a N. Justin MARSHALL, 2000. The role of colour in signalling and male choice in the agamid lizard *Ctenophorus ornatus*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **267**(1442), 445-452 [cit. 2019-05-07]. DOI: 10.1098/rspb.2000.1020. ISSN 1471-2954. Dostupné z: <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2000.1020>
- LINDBLOOM, Bruce Justin, 2001. *Bruce Lindbloom* [online]. [cit. 2019-02-07]. Dostupné z: <http://www.brucelindbloom.com/>
- LJUNGSTRÖM, Gabriella, Erik WAPSTRA a Mats OLSSON, 2015. Sand lizard (*Lacerta agilis*) phenology in a warming world. *BMC Evolutionary Biology* [online]. **15**(1) [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1186/s12862-015-0476-0. ISSN 1471-2148. Dostupné z: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/15/206>
- LLORENTE, G.A. a M.A. CARRETERO. Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range. *Amphibia-Reptilia* [online]. 2000, **21**(4), 463-476 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1163/156853800300059340. ISSN 0173-5373. Dostupné z: <https://brill.com/abstract/journals/amre/21/4/article-p463`5.xml>
- LOEW, Ellis R., Leo J. FLEISHMAN, Russell G. FOSTER a Ignacio PROVENCIO, 2002. Visual pigments and oil droplets in diurnal lizards: a comparative study of Caribbean anoles. *The Journal of Experimental Biology* [online]. Great Britain, (205), 927-938 [cit. 2019-04-28]. Dostupné z: <http://jeb.biologists.org/content/205/7/927>
- LUTTRELL, Sarah A. M., Sara T. GONZALEZ, Bernard LOHR a Russell GREENBERG, 2015. Digital photography quantifies plumage variation and salt marsh melanism among Song Sparrow (*Melospiza melodia*) subspecies of the San Francisco Bay. *The Auk* [online]. **132**(1), 277-287 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1642/AUK-14-107.1. ISSN 0004-8038. Dostupné z: <https://academic.oup.com/auk/article/132/1/277-287/5149197>
- MACEVOY, Bruce, 2016. Color vision. *Handprint* [online]. c 2005 [cit. 2019-02-26]. Dostupné z: <http://www.handprint.com/LS/ CVS/color.html>
- MANLY, Bryan F. J., 2007. *Randomization, bootstrap, and Monte Carlo methods in biology*. 3rd ed. Boca Raton, FL: Chapman & Hall/ CRC. ISBN 1-58488-541-6.

- MARSHALL, N. Justin a Misha VOROBYEV, 2003. The Design of Color Signals and Color Vision in Fishes. COLLIN, Shaun P. a N. Justin MARSHALL, ed. *Sensory Processing in Aquatic Environments* [online]. New York, NY: Springer New York, s. 194-222 [cit. 2019-02-18]. DOI: 10.1007/978-0-387-22628-6_10. ISBN 978-0-387-95527-8. Dostupné z: http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-22628-6_10
- MARSHALL, Kate L.A., Kate E. PHILPOT a Martin STEVENS, 2015. Conspicuous male coloration impairs survival against avian predators in Aegean wall lizards, *Podarcis erhardii*. *Ecology and Evolution* [online]. **5**(18), 4115-4131 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1002/ece3.1650. ISSN 20457758. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1002/ece3.1650>
- MARSHALL, Kate L. A., Kate E. PHILPOT, Isabel DAMAS-MOREIRA, Martin STEVENS a Daniel OSORIO, 2015. Intraspecific Colour Variation among Lizards in Distinct Island Environments Enhances Local Camouflage. *PLOS ONE* [online]. **10**(9), 1-20 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1371/journal.pone.0135241. ISSN 1932-6203. Dostupné z: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0135241>
- MARTIN, J., 1999. Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammotromus algerius* lizards: an experiment. *Behavioral Ecology* [online]. **10**(4), 396-400 [cit. 2019-04-25]. DOI: 10.1093/beheco/10.4.396. ISSN 14657279. Dostupné z: <https://academic.oup.com/beheco/article-lookup/doi/10.1093/beheco/10.4.396>
- MARTÍN, José a Pilar LÓPEZ, 2001. Risk of predation may explain the absence of nuptial coloration in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Evolutionary Ecology Research* [online]. **3**, 889-898 [cit. 2019-04-25]. Dostupné z: <http://www.evolutionary-ecology.com/abstracts/v03/1322.html>
- MARTIN, Mélissa, Sandrine MEYLAN, Doris GOMEZ a Jean-François LE GALLIARD, 2013. Ultraviolet and carotenoid-based coloration in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **110**(1), 128-141 [cit. 2019-05-08]. DOI: 10.1111/bij.12104. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/bij.12104>
- MARTIN, M., J.-F. LE GALLIARD, S. MEYLAN a E. R. LOEW. The importance of ultraviolet and near-infrared sensitivity for visual discrimination in two species of lacertid lizards. *Journal of Experimental Biology* [online]. 2015, **218**(3), 458-465 [cit. 2019-01-24]. DOI: 10.1242/jeb.115923. ISSN 0022-0949. Dostupné z: <http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.115923>
- MARTINEZ, A.M. a A.C. KAK, 2001. PCA versus LDA. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* [online]. **23**(2), 228-233 [cit. 2019-04-02]. DOI: 10.1109/34.908974. ISSN 1939-3539. Dostupné z: <http://ieeexplore.ieee.org/document/908974/>
- MATTHEWS, Genevieve, Celine T. GOULET, Kaspar DELHEY, Zak S. ATKINS, Geoffrey M. WHILE, Michael G. GARDNER, David G. CHAPPLE a Shai MEIRI, 2018.

- Avian predation intensity as a driver of clinal variation in colour morph frequency. *Journal of Animal Ecology* [online]. **87**(6), 1667-1684 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1111/1365-2656.12894. ISSN 00218790. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12894>
- MCARDLE, Brian H. a Marti J. ANDERSON, 2001. Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* [online]. **82**(1), 290-297 [cit. 2019-04-10]. DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[0290:FMMTCD]2.0.CO;2. ISSN 0012-9658. Dostupné z: [http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0290:FMMTCD\]2.0.CO;2](http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9658(2001)082[0290:FMMTCD]2.0.CO;2)
- MCDIARMID, C. S., C. R. FRIESEN, C. BALLEEN a M. OLSSON, 2017. Sexual coloration and sperm performance in the Australian painted dragon lizard, *Ctenophorus pictus*. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **30**(7), 1303-1312 [cit. 2019-04-25]. DOI: 10.1111/jeb.13092. ISSN 1010061X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/jeb.13092>
- MCGAUGH, Suzanne E., 2008. Color Variation among Habitat Types in the Spiny Soft-shell Turtles (Trionychidae: Apalone) of Cuatrociénegas, Coahuila, Mexico. *Journal of Herpetology* [online]. **42**(2), 347-353 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1670/07-176.1. ISSN 0022-1511. Dostupné z: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1670/07-176.1>
- MCKAY, Bailey D., 2013. The use of digital photography in systematics. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **110**(1), 1-13 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1111/bij.12086. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/bij.12086>
- MCLEAN, C. A., A. MOUSSALLI a D. STUART-FOX, 2014. Local adaptation and divergence in colour signal conspicuousness between monomorphic and polymorphic lineages in a lizard. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **27**(12), 2654-2664 [cit. 2019-04-25]. DOI: 10.1111/jeb.12521. ISSN 1010061X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/jeb.12521>
- MCLEAN, Claire A., Devi STUART-FOX a Adnan MOUSSALLI, 2015. Environment, but not genetic divergence, influences geographic variation in colour morph frequencies in a lizard. *BMC Evolutionary Biology* [online]. **15**(1) [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1186/s12862-015-0442-x. ISSN 1471-2148. Dostupné z: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/15/156>
- MOLNÁR, Orsolya, Katalin BAJER, Boglárka MÉSZÁROS, János TÖRÖK a Gábor HERCZEG, 2013. Negative correlation between nuptial throat colour and blood parasite load in male European green lizards supports the Hamilton—Zuk hypothesis. *Naturwissenschaften* [online]. **100**(6), 551-558 [cit. 2019-04-25]. DOI: 10.1007/s00114-013-1051-4. ISSN 0028-1042. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00114-013-1051-4>
- MORAVEC, Jiří a Michal BEREC. *Fauna ČR*. Praha: Academia, 2015. ISBN 978-80-200-2416-9.

- MORSHEDIAN, Ala a Gordon L. FAIN, 2017. The evolution of rod photoreceptors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **372**(1717) [cit. 2019-03-19]. DOI: 10.1098/rstb.2016.0074. ISSN 0962-8436. Dostupné z: <http://rstb.royalsocietypublishing.org/lookup/doi/10.1098/rstb.2016.0074>
- MUSTAFA, Norfazira, Norsuzila YA-ACOB, Zulkiflee ABD LATIF a Azita Laily YUSOF, 2015. Quantification of oil palm tree leaf pigment (chlorophyll a) concentration based on their age. *Jurnal Teknologi* [online]. **75**(11), 129-134 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.11113/jt.v75.5341. ISSN 2180-3722. Dostupné z: <https://jurnalteknologi.utm.my/index.php/jurnalteknologi/article/view/5341>
- NEKRASOVA, O. D., O. S. OSKYRKO a O. Yu. MARUSHCHAK, 2018. Color Features of Sand Lizards, *Lacerta Agilis* (Sauria, Lacertidae), in Kyiv Region (Ukraine). *Vestnik Zoologii* [online]. **52**(6), 495-500 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.2478/vzoo-2018-0050. ISSN 2073-2333. Dostupné z: <https://content.sciendo.com/view/journals/vzoo/52/6/article-p495.xml>
- NGUYEN, Linh P., Erica NOL a Kenneth F. ABRAHAM. Using Digital Photographs to Evaluate the Effectiveness of Plover Egg Crypsis. *Journal of Wildlife Management* [online]. 2007, **71**(6), 2084-2089 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.2193/2006-471. ISSN 0022-541X. Dostupné z: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.2193/2006-471>
- OLSSON, Mats. Contest success and mate guarding in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour* [online]. 1993, **46**(2), 408-409 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1006/anbe.1993.1206. ISSN 00033472. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347283712066>
- OLSSON, Mats. Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 1993, **32**(5), 337-341 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1007/BF00183789. ISSN 0340-5443. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/BF00183789>
- OLSSON, Mats, 1993. Nuptial coloration and predation risk in model sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour* [online]. **46**(2), 410-412 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1006/anbe.1993.1207. ISSN 00033472. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347283712078>
- OLSSON, Mats. Why are sand lizard males (*Lacerta agilis*) not equally green?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 1994, **35**(3), 169-173 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1007/BF00167956. ISSN 0340-5443. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/BF00167956>
- OLSSON, Mats. Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to lighting ability. *Animal Behaviour* [online]. 1994, **48**(3), 607-613 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1006/anbe.1994.1280. ISSN 00033472. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347284712802>

- OLSSON, Mats a Thomas MADSEN. Female choice on male quantitative traits in lizards - why is it so rare?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 1995, **36**(3), 179-184 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1007/BF00177794. ISSN 0340-5443. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/BF00177794>
- OLSSON, M., A. GULLBERG a H. TEGELSTROM. Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 1996, **9**(2), 229-242 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1046/j.1420-9101.1996.9020229.x. ISSN 1010-061X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1420-9101.1996.9020229.x>
- OLSSON, Mats a Bengt SILVERIN, 1997. Effects of Growth Rate on Variation in Breeding Coloration in Male Sand Lizards (*Lacerta agilis*: Sauria). *Copeia* [online]. **1997**(2), 456-460 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.2307/1447772. ISSN 00458511. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/1447772?origin=crossref>
- OLSSON, Mats, Richard SHINE, Erik WAPSTRA, Beata UJVARI a Thomas MADSEN. Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* [online]. 2002, **56**(7), 1538-1542 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb01464.x. ISSN 0014-3820. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01464.x>
- OLSSON, Mats, Erik WAPSTRA a Tobias ULLER. Differential sex allocation in sand lizards: bright males induce daughter production in a species with heteromorphic sex chromosomes. *Biology Letters* [online]. 2005, **1**(3), 378-380 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1098/rsbl.2005.0327. ISSN 1744-9561. Dostupné z: <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2005.0327>
- OLSSON, Mats, Mo HEALEY, Erik WAPSTRA, Tonia SCHWARTZ, Natasha LEBAS a Tobias ULLER, 2007. Mating system variation and morph fluctuations in a polymorphic lizard. *Molecular Ecology* [online]. **16**(24), 5307-5315 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2007.03578.x. ISSN 09621083. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-294X.2007.03578.x>
- OLSSON, Mats, Erik WAPSTRA, Tonia SCHWARTZ, Thomas MADSEN, Beata UJVARI a Tobias ULLER, 2011. In hot pursuit: Fluctuating Mating System and Sexual Selection in Sand lizards. *Evolution* [online]. **65**(2), 574-583 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2010.01152.x. ISSN 00143820. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1558-5646.2010.01152.x>
- OLSSON, Mats, Staffan ANDERSSON, Erik WAPSTRA a Tapio MAPPES. UV-Deprived Coloration Reduces Success in Mate Acquisition in Male Sand Lizards (*Lacerta agilis*). *PLoS ONE* [online]. 2011, **6**(5) [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1371/journal.pone.0019360. ISSN 1932-6203. Dostupné z: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0019360>
- OLSSON, Mats, Staffan ANDERSSON, Erik WAPSTRA a Tapio MAPPES, 2011. UV-Deprived Coloration Reduces Success in Mate Acquisition in Male Sand Lizards (*Lacerta agilis*). *PLoS ONE* [online]. **6**(5) [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1371/jour-

- nal.pone.0019360. ISSN 1932-6203. Dostupné z: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0019360>
- OLSSON, Mats, Devi STUART-FOX a Cissy BALLEEN. Genetics and evolution of colour patterns in reptiles. *Seminars in Cell & Developmental Biology* [online]. 2013, **24**(6-7), 529-541 [cit. 2019-01-24]. DOI: 10.1016/j.semcdb.2013.04.001. ISSN 10849521. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1084952113000530>
- OMER, I. a M. WERMAN, 2004. Color lines: image specific color representation. In: *Proceedings of the 2004 IEEE Computer Society Conference on Computer Vision and Pattern Recognition, 2004. CVPR 2004* [online]. Washington, DC: IEEE, s. 946-953 [cit. 2019-02-15]. DOI: 10.1109/CVPR.2004.1315267. ISBN 0-7695-2158-4. ISSN 1063-6919. Dostupné z: <http://ieeexplore.ieee.org/document/1315267/>
- PARKER, Ryan, Electromagnetic spectrum and zoom on visible light. In: *Points de Vue: International Review of Ophthalmic Optics* [online]. 2014 [cit. 2019-02-06]. Dostupné z: <https://www.pointsdevue.com/article/putting-medicine-lenses-importance-blocking-ultraviolet-radiation-and-blue-light>
- PAU, Gregoire, Florian FUCHS, Oleg SKLYAR, Michael BOUTROS a Wolfgang HUBER, 2010. EBImage: an R package for image processing with applications to cellular phenotypes. *Bioinformatics* [online]. **26**(7), 979–981 [cit. 2019-02-07]. DOI: 10.1093/bioinformatics/btq046. Dostupné z: <https://academic.oup.com/bioinformatics/article/26/7/979/211835>
- PAVLÍK, Tomáš a Ladislav DUŠEK, 2012. *Biostatistika*. Brno: Akademické nakladatelství CERM. ISBN 978-80-7204-782-6.
- PECHÁČEK, Pavel. Ultrafialový svět rostlin I. Jak vzniká zbarvení — od nositele k interpretovi. *Živa. Academia*, 2016, **2016**(2), 64-65. ISSN 0044-4812.
- PÉREZ I DE LANUZA, Guillem a Enrique, FONT. Ultraviolet reflectance of male nuptial colouration in sand lizards (*Lacerta agilis*) from the Pyrenees. *Amphibia-Reptilia* [online]. 2007, **28**(3), 438-443 [cit. 2019-01-25]. DOI: 10.1163/156853807781374764. ISSN 0173-5373. Dostupné z: https://brill.com/abstract/journals/amre/28/3/article-p438_16.xml
- PÉREZ I DE LANUZA, Guillem a Enrique FONT, 2010. Lizard blues: blue body colouration and ultraviolet polychromatism in lacertids. *Revista Española de Herpetología* [online]. **24**, 67-84 [cit. 2019-04-25]. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/248703027_Lizard_'blues'_Blue_'body'_colouration_'and_'ultraviolet_'polychromatism_'in_'lacertids
- PÉREZ I DE LANUZA, Guillem, Enrique FONT a Pau CARAZO, 2012. Color-assortative mating in a color-polymorphic lacertid lizard. *Behavioral Ecology* [online]. **24**(1), 273-279 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1093/beheco/ars164. ISSN 1465-7279. Dostupné z: <https://academic.oup.com/beheco/article-lookup/doi/10.1093/beheco/ars164>

- PÉREZ I DE LANUZA, Guillem, Enrique FONT a Pau CARAZO, 2013. Color-assortative mating in a color-polymorphic lacertid lizard. *Behavioral Ecology* [online]. **24**(1), 273-279 [cit. 2019-04-25]. DOI: 10.1093/beheco/ars164. ISSN 1465-7279. Dostupné z: <https://academic.oup.com/beheco/article-lookup/doi/10.1093/beheco/ars164>
- PÉREZ I DE LANUZA, G., E. FONT a J. L. MONTERDE. Using visual modelling to study the evolution of lizard coloration: sexual selection drives the evolution of sexual dichromatism in lacertids. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2013, **26**(8), 1826-1835 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1111/jeb.12185. ISSN 1010061X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/jeb.12185>
- PÉREZ I DE LANUZA, Guillem, Pau CARAZO a Enrique FONT, 2014. Colours of quality: structural (but not pigment) coloration informs about male quality in a polychromatic lizard. *Animal Behaviour* [online]. **90**, 73-81 [cit. 2019-04-25]. DOI: 10.1016/j.anbehav.2014.01.017. ISSN 00033472. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347214000517>
- PÉREZ I DE LANUZA, G. a E. FONT, 2014. Ultraviolet vision in lacertid lizards: evidence from retinal structure, eye transmittance, SWS1 visual pigment genes and behaviour. *Journal of Experimental Biology* [online]. **217**(16), 2899-2909 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1242/jeb.104281. ISSN 0022-0949. Dostupné z: <http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.104281>
- PÉREZ I DE LANUZA, Guillem a Enrique FONT, 2015. Differences in conspicuousness between alternative color morphs in a polychromatic lizard. *Behavioral Ecology* [online]. **26**(5), 1432-1446 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1093/beheco/arv075. ISSN 1045-2249. Dostupné z: <https://academic.oup.com/beheco/article-lookup/doi/10.1093/beheco/arv075>
- PÉREZ I DE LANUZA, Guillem, Miguel A. CARRETERO a Enrique FONT, 2017. Intensity of male-male competition predicts morph diversity in a color polymorphic lizard. *Evolution* [online]. **71**(7), 1832-1840 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1111/evo.13256. ISSN 00143820. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/evo.13256>
- PHAM, D. T., S. S. DIMOV a C. D. NGUYEN, 2005. Selection of K in K -means clustering. *Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers, Part C: Journal of Mechanical Engineering Science* [online]. **219**(1), 103-119 [cit. 2019-01-26]. DOI: 10.1243/095440605X8298. ISSN 0954-4062. Dostupné z: <http://journals.sagepub.com/doi/10.1243/095440605X8298>
- PIANKA, Eric R. The Structure of Lizard Communities. In: *Annual review of ecology and systematics*. 4. Palo Alto: Annual Reviews, 1973, s. 53-74. ISSN 0066-4162.
- PIANKA, Eric R. a Laurie J. VITT. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. California: University of California Press, 2003, 333 s. Organisms and Environments. ISBN 9780520248472.
- PIHAN, Roman, 2017. Slovník fotografických pojmů. *FotoRoman* [online]. Praha, 2011 [cit. 2019-03-19]. Dostupné z: <http://www.fotoroman.cz/glossary.htm>

- POYNTON, Charles, 2019. Frequently Asked Questions about Color. In: *Poynton* [online]. Toronto [cit. 2019-02-26]. Dostupné z: <http://poynton.ca/PDFs/ColorFAQ.pdf>
- PRIDMORE, Ralph W. Single cell spectrally opposed responses: opponent colours or complementary colours?. *Journal of Optics* [online]. 2013, **42**(1), 8-18 [cit. 2019-01-25]. DOI: 10.1007/s12596-012-0090-0. ISSN 0972-8821. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s12596-012-0090-0>
- REGUERA, Senda, Francisco J. ZAMORA-CAMACHO a Gregorio MORENO-RUEDA, 2014. The lizard *Psammmodromus algirus* (Squamata: Lacertidae) is darker at high altitudes. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **112**(1), 132-141 [cit. 2019-05-09]. DOI: 10.1111/bij.12250. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/bij.12250>
- RICH, Danny C. *The Optics of Life; A Biologist's Guide to Light in Nature* Sönke Johnsen Princeton NJ: Princeton University, 2012, 368 pp. ISBN. *Color Research & Application* [online]. 2017, **42**(6), 862-863 [cit. 2019-01-24]. DOI: 10.1002/col.22161. ISSN 03612317. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1002/col.22161>
- RODRIGUEZ, Daniel, 2015. *Kselection: Selection of K in K-Means Clustering*. Dostupné také z: <https://CRAN.R-project.org/package=kselection>. R package version 0.2.0.
- SACCHI, Roberto, Stefano SCALI, Daniele PELLITTERI-ROSA, et al., 2012. Colour polymorphism in Common wall lizards (*Podarcis muralis*): causes and consequences. *Atti IX Congresso Nazionale Societas Herpetologica Italica* [online]. Pineta, Conversano (Bari), 203-205 [cit. 2019-04-28]. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/282135234_Colour_polymorphism_in_Common_wall_lizards_Podarcis_muralis_causes_and_consequences
- SACCHI, Roberto, Michele GHITTI, Stefano SCALI, et al., 2015. Common Wall Lizard Females (*Podarcis muralis*) do not Actively Choose Males Based on their Colour Morph. *Ethology* [online]. **121**(12), 1145-1153 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1111/eth.12431. ISSN 01791613. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/eth.12431>
- SARKAR, Deepayan, 2008. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. New York: Springer. ISBN 978-0-387-75968-5. Dostupné také z: <http://lmdvr.r-forge.r-project.org>
- SCOUT, Joe. The History Of The CMYK Colour Model. In: *Club Ink* [online]. Toronto: Club Ink, 2019, 2.5.2016 [cit. 2019-01-16]. Dostupné z: <https://www.clubink.ca/blog/print/history-behind-cmyk-colour-model/>
- SHI, Yongsheng a Shozo YOKOYAMA. Molecular analysis of the evolutionary significance of ultraviolet vision in vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2003, **100**(14), 8308-8313 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1073/pnas.1532535100. ISSN 0027-8424. Dostupné z: <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1532535100>
- SHINE, R., Peter S. HARLOW, 1998. Ecological divergence among sympatric colour morphs in blood pythons, *Python brongersmai*. *Oecologia* [online]. **116**(1-2), 113-119

- [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1007/s004420050569. ISSN 0029-8549. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s004420050569>
- SIMOES, Bruno F., Filipa L. SAMPAIO, Ronald H. DOUGLAS, et al., 2016. Visual Pigments, Ocular Filters and the Evolution of Snake Vision. *Molecular Biology and Evolution* [online]. **33**(10), 2483-2495 [cit. 2019-02-15]. DOI: 10.1093/molbev/msw148. ISSN 0737-4038. Dostupné z: <https://academic.oup.com/mbe/article-lookup/doi/10.1093/molbev/msw148>
- SLAWOMIR, Jarek, 2012. *Normality test for multivariate variables*. Dostupné také z: <https://cran.r-project.org/web/packages/mvnormtest/mvnormtest.pdf>
- SMITH, Kathleen R., Viviana CADENA, John A. ENDLER, Warren P. PORTER, Michael R. KEARNEY a Devi STUART-FOX, 2016. Colour change on different body regions provides thermal and signalling advantages in bearded dragon lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **283**(1832), 1-9 [cit. 2019-02-19]. DOI: 10.1098/rspb.2016.0626. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/lookup/doi/10.1098/rspb.2016.0626>
- SMOLINSKÝ, Radovan, 2016. A case of partial melanism in *Lacerta agilis* (LINNAEUS, 1758) from the Czech Republic. *Herpetozoa* [online]. **29**, 110-112 [cit. 2019-02-18]. ISSN 1013-4425. Dostupné z: https://www.zobodat.at/pdf/HER_29_1_2_0110-0112.pdf
- SPELLERBERG, Ian F. Adaptations of reptiles to cold. BELLAIRS, Angus d'A. a Christopher Barry COX. *Morphology and biology of reptiles*. London: Academic Press, 1976, s. 261-285. Linnean Society symposium series, no. 3. ISBN 978-0120858507.
- STAPLEY, Jessica a Martin J WHITING, 2006. Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology Letters* [online]. **2**(2), 169-172 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1098/rsbl.2005.0419. ISSN 1744-9561. Dostupné z: <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2005.0419>
- STELLA, David, Pavel PECHÁČEK, Victor Benno MEYER-ROCHOW a Karel KLEISNER, 2018. UV reflectance is associated with environmental conditions in Palaearctic *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *Insect Science* [online]. **25**(3), 508-518 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1111/1744-7917.12429. ISSN 16729609. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/1744-7917.12429>
- STEVENS, Martin a Sami MERILAITA. *Animal camouflage: mechanisms and function*. New York: Cambridge University Press, 2011. ISBN 978-0-521-19911-7.
- STEVENS, Martin, Alexandro C. PÁRRAGA, Innes C. CUTHILL, Julian C. PARTRIDGE a Tom S. TROSCIANKO. Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. 2007, **90**(2), 211-237 [cit. 2018-11-23]. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2007.00725.x. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/j.1095-8312.2007.00725.x>
- STEVENS, Martin, 2007. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*

- [online]. **274**(1617), 1457-1464 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1098/rspb.2007.0220. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2007.0220>
- STEVENS, Martin, Mary Caswell STODDARD a James P. HIGHAM, 2009. Studying Primate Color: Towards Visual System-dependent Methods. *International Journal of Primatology* [online]. **30**(6), 893-917 [cit. 2019-04-30]. DOI: 10.1007/s10764-009-9356-z. ISSN 0164-0291. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s10764-009-9356-z>
- STEVENS, M., I. S. WINNEY, A. CANTOR a J. GRAHAM. Outline and surface disruption in animal camouflage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2009, **276**(1657), 781-786 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1098/rspb.2008.1450. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2008.1450>
- STODDARD, Mary Caswell a Martin STEVENS, 2010. Pattern mimicry of host eggs by the common cuckoo, as seen through a bird's eye. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **277**(1686), 1387-1393 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1098/rspb.2009.2018. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2009.2018>
- STUART-FOX, Devi M., Adnan MOUSSALLI, N. Justin MARSHALL a Ian P.F. OWENS. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Animal Behaviour* [online]. 2003, **66**(3), 541-550 [cit. 2019-02-05]. DOI: 10.1006/anbe.2003.2235. ISSN 00033472. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347203922354>
- STUART-FOX, Devi M., Adnan MOUSSALLI, Gregory R. JOHNSTON a Ian P. F. OWENS, 2004. Evolution of Color Variation in Dragon lizards: Quantitative Tests of the Role of Crypsis and Local Adaptation. *Evolution* [online]. **58**(7), 1549-1559 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb01735.x. ISSN 0014-3820. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01735.x>
- TEASDALE, L. C., M. STEVENS a D. STUART-FOX, 2013. Discrete colour polymorphism in the tawny dragon lizard (*Ctenophorus decresii*) and differences in signal conspicuousness among morphs. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **26**(5), 1035-1046 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1111/jeb.12115. ISSN 1010061X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/jeb.12115>
- THAKKAR, Shivam K., 2016. Dominant colors in an image using k-means clustering. In: *BuZZrobot* [online]. 26.1.2018 [cit. 2019-02-07]. Dostupné z: <https://buzzrobot.com/dominant-colors-in-an-image-using-k-means-clustering-3c7af4622036>
- TKALČIČ, Marko a Jurij F. TASIČ, 2003. Colour spaces: perceptual, historical and applicational background. In: *The IEEE Region 8 EUROCON 2003. Computer as a Tool* [online]. IEEE, s. 304-308 [cit. 2019-02-26]. DOI: 10.1109/EURCON.2003.1248032. ISBN 0-7803-7763-X. Dostupné z: <http://ieeexplore.ieee.org/document/1248032/>

- TROSCIANKO, Jolyon, Martin STEVENS a Sean RANDS, 2015. Image calibration and analysis toolbox - a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. *Methods in Ecology and Evolution* [online]. **6**(11), 1320-1331 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1111/2041-210X.12439. ISSN 2041210X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12439>
- ULLER, Tobias. Evolution of primary sexual characters in reptiles. LEONARD, Janet a Alex CORDOBA-AGUILAR, ed. *The evolution of primary sexual characters in animals*. New York: Oxford University Press, 2010, s. 425-453. ISBN 9780195325553.
- VESELÁ, Iva. *Barvoměna živočichů*. Brno, 2007. Diplomová práce. Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Ústav experimentální biologie. Vedoucí práce RNDr. Martin Vácha, Ph. D.
- VOJVODA, Matej, 2013. *Zobecněné aditivní modely v jazyce R*. Brno. Diplomová práce. Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Ústav matematiky a statistiky. Vedoucí práce Mgr. Ondřej Pokora, Ph.D.
- VILLAFUERTE a NEGRO, 1998. Digital imaging for colour measurement in ecological research. *Ecology Letters* [online]. **1**(3), 151-154 [cit. 2019-02-07]. DOI: 10.1046/j.1461-0248.1998.00034.x. ISSN 1461-023X. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1461-0248.1998.00034.x>
- WADMAN, Catherine S., 2017. *Color vision and signal color evolution in Anolis Lizards*. Schenectady, NY. Honors Theses. Union College.
- WALLIN, Margareta. Nature's palett — How humans and other animals produce colours. *Bioscience Explained* [online]. 2002, **1**(2), 1-12 [cit. 2019-01-15]. Dostupné z: <https://bioenv.gu.se/digitalAssets/1566/1566454'palettse.pdf>
- WICKHAM, Hadley, 2011. The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software* [online]. **40**(1), 1-29 [cit. 2019-02-07]. Dostupné z: <http://www.jstatsoft.org/v40/i01/>
- WICKHAM, Hadley, 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag. ISBN 978-3-319-24277-4. Dostupné také z: <http://ggplot2.org>
- WICKHAM, Hadley, 2018. *Stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations*. Dostupné také z: <https://CRAN.R-project.org/package=stringr>. R package version 1.3.1.
- WICKHAM, Hadley a Lionel HENRY, 2018. *Tidyr: Easily Tidy Data with 'spread()' and 'gather()' Functions*. Dostupné také z: <https://CRAN.R-project.org/package=tidyr>. R package version 0.8.2.
- WICKHAM, Hadley, Romain FRANÇOIS, Lionel HENRY a Kirill MÜLLER, 2018. *Dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. Dostupné také z: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>. R package version 0.7.8.

- WITCHER, Diana, 2019. RGB and HSV Color Models. In: *Diana Wichter: Design, research, fine art* [online]. Wisconsin [cit. 2019-02-15]. Dostupné z: <http://www.dianawitcher.com/research.html>
- WITHGOTT, Jay. Taking a bird's eye view – in the UV. *BioScience*. 2000, **50**(10), 4-9. Dostupné také z: <https://eurekamag.com/research/009/993/009993104.php>
- WYSZECKI, Gunter a W. S. STILES. *Color science: concepts and methods, quantitative data, and formulae*. Wiley classics library ed. New York: John Wiley, 2000. ISBN 978-0-471-39918-6.
- YEWERS, Madeleine St Clair, Sarah PRYKE a Devi STUART-FOX, 2016. Behavioural differences across contexts may indicate morph-specific strategies in the lizard *Ctenophorus decresii*. *Animal Behaviour* [online]. **111**, 329-339 [cit. 2019-04-28]. DOI: 10.1016/j.anbehav.2015.10.029. ISSN 00033472. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347215004017>
- YOSHIOKA, Y., A. HORISAKI, K. KOBAYASHI, S. NIIKURA, S. NINOMIYA a R. OHSAWA, 2005. Intraspecific variation in the ultraviolet colour proportion of flowers in *Brassica rapa* L. *Plant Breeding* [online]. **124**(6), 551-556 [cit. 2019-04-24]. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2005.01132.x. ISSN 0179-9541. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1439-0523.2005.01132.x>
- ZUG, George R., Laurie J. VITT a Janalee P. CALDWELL. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. 2nd ed. San Diego, Calif.: Academic Press, 2001. ISBN 012782622x.

